PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

38. BAND, 3. HEFT

MIT 52 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 10. JULI 1950)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1950

Planta (Berl.)

Preis DMark 29.80

Die Zeitschrift

Planta

Archiv für wissenschaftliche Botanik

steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden so bald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften; mit 40—50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DMark 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DMark 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig innerhalb dieses Zeitraumes zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (13a) *Erlangen, Botanisches Institut der Universität* oder an

Professor Dr. Otto Renner, (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzingerstraße 67.*

Springer-Verlag

Berlin-Charlottenburg 2, Jebensstr. 1, Fernsprecher 32 20 70

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 24 40.

Vertriebs-Vertretungen im Ausland:

Schweiz . . . . . Lange, Maxwell & Springer A.G., Schützenmattstr. 43, Basel

Frankreich . . . . Lange, Maxwell & Springer S.A., 24, Rue des Ecoles, Paris (V^e^)

England, USA. und übriges Ausland Lange, Maxwell & Springer Ltd., 41—45 Neal Street, London, W. C. 2

38. Band. **Inhaltsverzeichnis.** 3. Heft.

Seite

Egle, Karl, Über das Pigment von *Anthurus aseroëformis* Mac Alpine. Mit 3 Textabbildungen 233

Ehrenberg, Maria, Beziehungen zwischen Fermenttätigkeit und Blattbewegung bei *Phaseolus multiflorus* unter verschiedenen photoperiodischen Bedingungen. Mit 18 Textabbildungen 244

Förster, Karl, Gewebespannung und Luftblasenbildung bei *Fucus*. Mit 10 Textabbildungen 280

Krause, Werner, Über Vegetationskarten als Hilfsmittel kausalanalytischer Untersuchung der Pflanzendecke. Mit 5 Textabbildungen 296

Reese, Gerd, Beiträge zur Wirkung des Colchicins bei der Samenbehandlung. Mit 16 Textabbildungen 324

Planta, Bd. 38, S. 233—243 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Heidelberg.

ÜBER DAS PIGMENT VON ANTHURUS ASEROËFORMIS MAC ALPINE.

Von

KARL EGLE.

Mit 3 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. November 1949.)

Ein großer Teil der Clathraceen zeichnet sich durch intensive, besonders auffallende gelbe und rote Farbstoffe aus, über deren chemische Zugehörigkeit noch nichts bekannt ist. Die schwierige Beschaffung dieser vor allen in tropischen und subtropischen Gebieten verbreiteten Pilze und die Hinfälligkeit ihrer Sporenträger erschweren in hohem Maße eine eingehende chemische Untersuchung ihrer Pigmente. Es war daher interessant, von einer auch in unserem Klima auftretenden, intensiv rot gefärbten Clathracee eine Pigmentanalyse soweit wie möglich durchzuführen, wenn auch bei der geringen Menge des zur Verfügung stehenden Materials an eine Reindarstellung des Farbstoffs in kristalliner Form nicht zu denken war.

Ausgangsmaterial. Ein Anfang August 1944 in einem Garten in der Nähe von Neckargemünd bei Heidelberg aufgefundenes „Teufelsei" wurde zusammen mit dem anhaftenden Erdreich vorsichtig ausgegraben und in einen Blumentopf mit feuchter Erde verpflanzt. Die 3 cm lange, leicht gelbliche, stark gelatinöse Volva war am oberen Ende bereits aufgeplatzt. Das von der Volva umschlossene Rezeptakulum war in diesem Zustand nahezu farblos. Im Institutsgewächshaus entwickelte sich hieraus über Nacht ein prächtig rot gefärbter Fruchtkörper, der einen intensiven aasartigen Geruch verbreitete. Der fertig entwickelte Fruchtkörper war insgesamt 8 cm lang und bestand aus einem runden, 4 cm langen und 1,2 cm dicken Stiel, der in 5 gleich lange (4 cm), nach oben gleichmäßig zugespitzte „Äste" überging. Drei Äste waren an der Spitze verwachsen, zwei davon endigten frei. Das intensiv zinnoberrot gefärbte Rezeptakulum war auf der Innenseite der Äste von einer querrunzeligen Gleba überzogen, der eine breiige braun-schwarze Sporenmasse aufsaß. Das gesamte Rezeptakulum war gekammert und bestand aus einem pseudoparenchymatischen Hyphengeflecht. Auf Querschnitten durch die Hyphen konnte man in dem wandständigen Plasma zahlreiche rot pigmentierte stäbchenförmige Gebilde sowie einzelne orangerot gefärbte Öltröpfchen (bis 1 μ ⌀) beobachten. Es kann kein Zweifel bestehen, daß es sich bei dieser Clathracee um ein Exemplar von *Anthurus aseroëformis* MAC ALPINE gehandelt hat. In den Sommermonaten 1948 und 1949 sind mehrere Exemplare des gleichen Pilzes an demselben Fundort sowie an mehreren in der Nähe gelegenen Standorten beobachtet worden. Das Problem der Einschleppung und Verbreitung von *Anthurus aseroëformis* ist von W. RAUH (1949) untersucht worden. Seine Abhandlung enthält auch genaue Angaben und Abbildungen über die morphologische und anatomische Struktur des Pilzes.

Pigmentanalyse. Da bei der geringen Menge des für die Untersuchung zur Verfügung stehenden Materials von vornherein auf eine etwa mögliche Reindarstellung des Farbstoffes verzichtet werden mußte, habe ich mich darauf beschränkt, das frische Material möglichst schnell zu extrahieren und die Extrakte mit den mir zur Verfügung stehenden Mitteln auf spektroskopischem, spektrographischem und chromatographischem Weg zu analysieren, um mit den hiermit erhaltenen Werten das Pigment des Pilzes eventuell mit bereits bekannten Pflanzenfarbstoffen identifizieren zu können.

Extraktion und Löslichkeit des Pigments.

Teile des Fruchtkörpers wurden im Mörser zerrieben. Das Zerkleinern des zähen Plektenchyms wurde auch nach Zugabe des Lösungsmittels fortgesetzt, bis keine gröberen Partikelchen mehr beobachtet werden konnten und im Mörser ein einheitlicher dünner Brei entstanden war. Schleime und andere Inhaltsstoffe der Hyphen beeinträchtigen in starkem Maße die Extraktion des Pigments. Auch beim Filtrieren der Extrakte machen sich die Begleitstoffe recht störend bemerkbar, so daß die Farbstofflösungen meist mehrmals filtriert werden mußten.

Tabelle 1.

Lösungsmittel	Löslichkeit	Farbe der Lösung
Schwefelkohlenstoff	sehr gut	ziegelrot (blaustichig)
Pyridin	sehr gut	rot-braun
Benzol	gut, aber langsam	rot-braun
Äther	gut, aber langsam	dunkelorange
Chloroform	gut, aber langsam	karmesinrot
Benzin (Benz. Petr. DAB. 6)	schlecht	gelb-orange
Petroläther	schlecht	schwach gelb
Azeton	schlecht	schwach gelb
Äthylalkohol (96%ig)	sehr schlecht	kaum gefärbt (gelblich)
Methylalkohol	sehr schlecht	kaum gefärbt (gelblich)

Tabelle 1 zeigt das Verhalten des Pigments gegenüber verschiedenen organischen Lösungsmitteln bei Zimmertemperatur, wobei zu beachten ist, daß der Grad der Löslichkeit durch Begleitsubstanzen mehr oder weniger stark beeinflußt wird. Wasserlösliche Farbstoffe konnten nicht beobachtet werden. Nach Zugabe von konzentrierter Schwefelsäure tritt in den Pigmentlösungen (besonders intensiv in den Schwefelkohlenstoff- und Chloroformlösungen) eine Blaufärbung auf, die nach Zusatz von Wasser wieder verschwindet. Da auch auf Zusatz von Antimontrichloridlösung zu den Extrakten eine dunkelblau-violette Verfärbung aufgetreten ist, war anzunehmen, daß es sich bei dem Pilzpigment um ein Karotinoid handelt.

Spektroskopische Analyse. Zur Ermittlung der Absorptionsspektren der Pigmentextrakte diente ein Gitter-Meßspektroskop nach Löwe-Schumm (Zeiß, Jena). Da die gefärbten Lösungen durch die verschiedene Löslichkeit des Pigments und den die Extraktion der Farbstoffe mehr oder weniger stark störenden Einfluß von Begleitsubstanzen recht unterschiedlichen Pigmentgehalt besaßen, ist die Schichtdicke der Extrakte für die spektroskopische Beobachtung jeweils so gewählt worden, daß bei engem Spalt eine gute Ablesung der Bandenbegrenzung möglich war. Die optischen Schwerpunkte der Absorptionsbanden sind bei geringer Schichtdicke der Pigmentextrakte ermittelt worden, wobei es sich als zweckmäßig erwies, noch ein Blaufilter in den Strahlengang der Lichtquelle einzuschalten (vgl. Kuhn und Brockmann 1932).

Die Extrakte zeigten im Gitter-Meßsprektoskop im mittleren und kurzwelligen Teil des Spektrums 3 ausgeprägte Absorptionsbanden unterschiedlicher Intensität, deren Lage den Schluß zuließ, daß es sich bei dem Pilzkarotinoid wahrscheinlich um Lycopin handeln dürfte. In Abb. 1 sind neben den eigenen Messungen der Absorptionsbanden der Pilzpigmentextrakte in verschiedenen Lösungsmitteln auch die von anderen Autoren ermittelten optischen Schwerpunkte von Lycopinlösungen aufgezeichnet, wobei die Absorptionsspektren der verschiedenen Extrakte nach steigenden Brechungsexponenten des Lösungsmittels angeordnet worden sind. Die Intensität der einzelnen Banden wird in dieser Darstellung — dem optischen Eindruck im Spektroskop entsprechend — durch unterschiedlichen Schwärzungsgrad zum Ausdruck gebracht. Bei den Banden I und II war eine Unterteilung in Vor- und Hauptbande möglich und ist in allen Fällen durchgeführt worden, wenn dieser Aufgliederung der Banden auch eine gewisse Ungenauigkeit anhaftet. Zur Erzielung einer deutlichen Kontrastwirkung mußten die Vorbanden bei dieser Darstellung wesentlich heller gehalten werden, als dies dem optischen Eindruck im Spektroskop entsprach. Tabelle 2 enthält die der Abb. 1 zugrunde liegenden Zahlenwerte, wobei besonders betont werden muß, daß die Breite der Absorptionsbanden in verschiedenen Lösungsmitteln nicht zur quantitativen Ermittlung bzw. Schätzung des Pigmentgehaltes herangezogen werden kann, vor allem weil auf die in manchen Lösungsmitteln sehr zeitraubende quantitative Extraktion des Pilzmaterials zugunsten einer raschen Aufarbeitung verzichtet worden ist.

Beim Vergleich der in Abb. 1 und Tabelle 2 aufgezeichneten Werte geht deutlich hervor, daß sich die Absorptionsdaten der Pigmentextrakte mit größer werdendem Brechungsindex des Lösungsmittels gemäß der Kundtschen Regel nach dem langwelligen Teil des Spektrums verschieben. Bei der Beurteilung der Absorptionswerte ist zu beachten, daß die Ermittlung der optischen Schwerpunkte bei unsymmetrischen

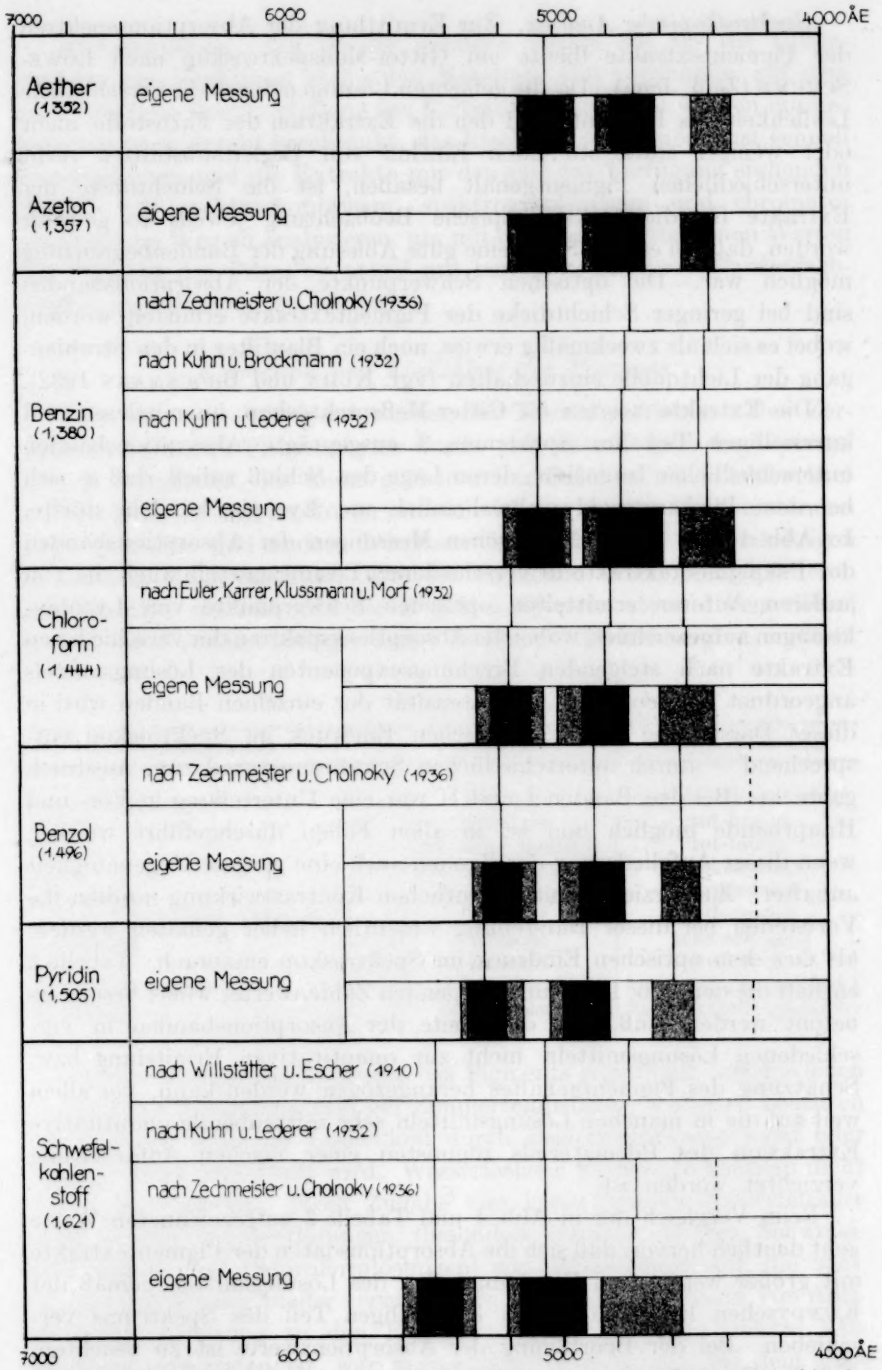


Abb. 1. Absorptionsbanden und optische Schwerpunkte der Pigmentextrakte in verschiedenen Lösungsmitteln im Vergleich mit den Lycopinwerten anderer Autoren.

Tabelle 2. *Optische Schwerpunkte der Absorptionsbanden des Pilzpigments und von Lycopin in verschiedenen Lösungsmitteln.*

Lösungsmittel	Brechungsindex $n_D^{20°}$	Optische Schwerpunkte der Banden in ÅE				
		I	II	III	(IV)	
Äther	1,352	5033	4704	4418		eigene Messung
Azeton	1,357	5048	4737	4468		eigene Messung
Benzin	1,380 [1]	5069	4759	4441		eigene Messung
		5060	4755	4470		nach Kuhn u. Lederer (1932)
		5060	4740	4450		nach Kuhn u. Brockmann (1932)
		5030	4720	4430		nach Zechmeister u. v. Cholnoky (1936)
Chloroform	1,444	5177	4828	4523		eigene Messung
		5170	4800	4530		nach v. Euler, Karrer, Klussmann u. Morf (1932)
Benzol	1,496	5215	4867	4551	(4269)	eigene Messung
		5220	4870	4550	(4290)	nach Zechmeister u. v. Cholnoky (1936)
Pyridin	1,505	5279	4906	4584	(4290)	eigene Messung
Schwefelkohlenstoff .	1,621	5479	5070	4745		eigene Messung
		5470	5068	4755	[2]	nach Willstätter u. Escher (1910)
		5480	5075	4770		nach Kuhn u. Lederer (1932)
		5480	5070	4730	(4430)	nach Zechmeister u. v. Cholnoky (1936)

[1] Nach Angaben der Firma E. Merck, Darmstadt (für das von mir verwendete Lösungsmittel Benz. Petrol. DAB. 6).

[2] = Bandenmitte, berechnet aus der Bandenbreite bei der schwächsten Konzentration.

Absorptionsbanden — mit solchen haben wir es, wie aus Abb. 2 hervorgeht, bei diesem Karotinoid zu tun — in gewissem Grad von der Konzentration der Pigmentlösung abhängig ist, auch wenn diese Werte mit schwachen Konzentrationen bzw. bei geringen Schichtdicken der Extrakte und unter Verwendung eines Blaufilters im Spektroskop ermittelt worden sind (vgl. Egle 1939, S. 20/21). Bei noch stärkerer Verdünnung bzw. bei Verwendung noch geringerer Schichtdicken der Pigmentextrakte werden die Absorptionsbanden so unscharf, daß weder ihre seitliche Begrenzung noch die optischen Schwerpunkte genau abgelesen werden können. Die meist nur geringen Unterschiede in der Lage der optischen Schwerpunkte bei den Angaben verschiedener Autoren dürfte auf diesen Umstand zurückzuführen sein.

Die bei den Pilzextrakten gewonnenen spektroskopischen Werte stimmen vor allem bei den schärfer begrenzten Absorptionsbanden I und II recht gut mit den von anderen Autoren an Lycopinlösungen erhaltenen

Daten überein. Selbst bei dem chemisch nicht genau definierbaren Lösungsmittel Benzin — für die eigenen Messungen ist Benz. Petrol. DAB. 6 Merck verwendet worden, für welches mir die Firma *E. Merck*, Darmstadt, in freundlicher Weise den Brechungsexponenten ermittelt und mitgeteilt hat — ist die Übereinstimmung zwischen den bei dem Pilzfarbstoff ermittelten eigenen Werten und den von KUHN und BROCKMANN (1932) sowie von KUHN und LEDERER (1932) mit Lycopinlösungen erhaltenen optischen Schwerpunkten recht gut. Die Werte von ZECHMEISTER und v. CHOLNOKY (1936) weichen hier allerdings etwas ab, während die von den gleichen Autoren in CS_2 ermittelten Lycopindaten mit denen von KUHN und LEDERER (1932) und mit meinen eigenen Messungen an Pilzpigmentextrakten identisch sind. Wenn man die Schwierigkeit der spektroskopischen Ablesung bei unscharf begrenzten Banden berücksichtigt, ist es nicht verwunderlich, daß in der Lage der optischen Schwerpunkte bei der Bande III in fast allen Lösungsmitteln kleine Differenzen zwischen den Angaben der verschiedenen Autoren auftreten.

Bei Lycopinlösungen in Schwefelkohlenstoff und in Benzol konnten ZECHMEISTER und v. CHOLNOKY eine vierte, nur als Schatten im Spektroskop sichtbare Absorptionsbande bei 443 bzw. bei 429 mμ wahrnehmen. In der benzolischen Lösung des Pilzfarbstoffs trat diese Bande ebenfalls als schwacher Schatten auf (bei 4269 ÅE) und konnte auch in der Pyridinlösung des Pigments beobachtet werden (4290 ÅE). Diese vierte Bande war jedoch weder in der CS_2-Lösung des Pigments, noch bei den Extrakten in den anderen Lösungsmitteln im Spektroskop zu bemerken; sie kommt jedoch bei der HARDY-Kurve (Abb. 2) bei etwa 4350 ÅE ganz schwach zum Ausdruck.

Spektrophotometrische Analyse. Mit Hilfe des selbstregistrierenden Spektralphotometers nach HARDY (vgl. SEYBOLD und WEISSWEILER 1942) war es möglich, Absorptionskurven der Pilzpigmentextrakte auf spektrophotometrischem Weg zu erhalten, von denen das Kurvenbild eines Rohextraktes in Schwefelkohlenstoff in der Abb. 2 wiedergegeben ist. Die mit der gleichen Pigmentlösung und in gleicher Schichtdicke mit dem Gitter-Meßspektroskop ermittelten Absorptionsbanden sowie deren optische Schwerpunkte sind unterhalb der Abszisse der HARDY-Kurve aufgetragen. Zum besseren Vergleich der mit den beiden verschiedenen Methoden gewonnenen Absorptionscharakteristika ist das erste und zweite Maximum der Absorptionskurve auf die Abszisse projiziert worden (mit Pfeilen angegeben). Das dritte Maximum der HARDY-Kurve, das der unscharf begrenzten Bande III entspricht, ist nicht scharf genug ausgeprägt und kann daher nicht zum Vergleich herangezogen werden. Zwischen der Lage der spektroskopisch ermittelten optischen Schwerpunkte und der spektrophotometrisch registrierten

Absorptionsmaxima bestehen einige Differenzen (5479—5410 ÅE bei Bande I; 5070—5040 ÅE bei Bande II). Auf derartige Unterschiede in der gleichen Größenordnung zwischen spektroskopisch erhaltenen und spektrophotometrisch ermittelten Werten hat bereits K. W. Hauser

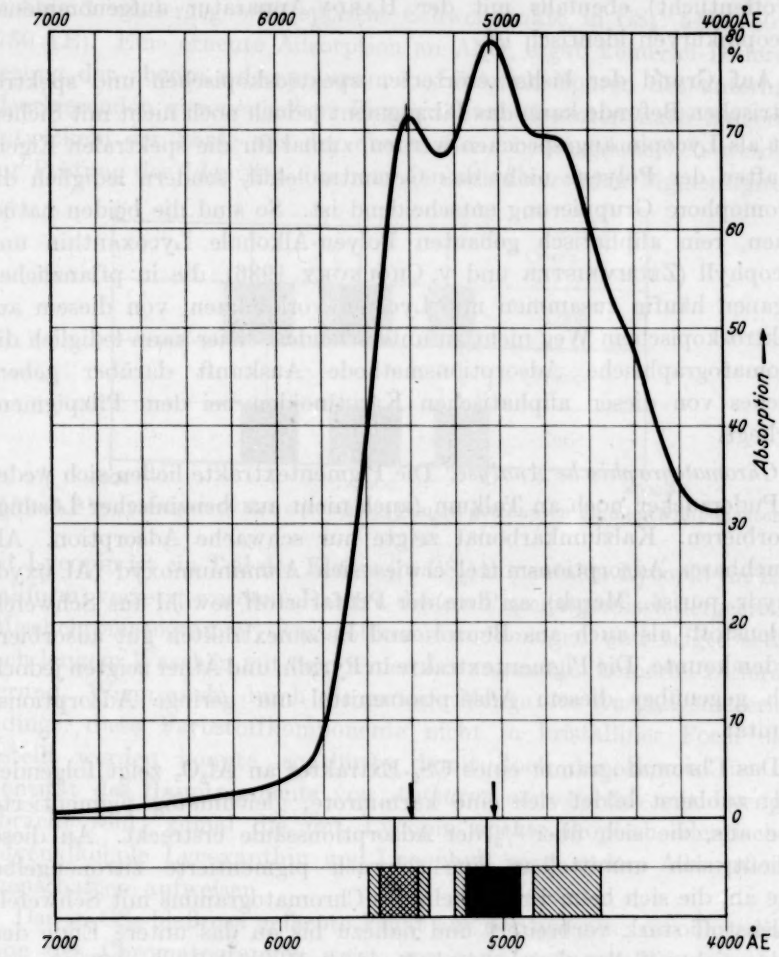


Abb. 2. Hardy-Spektrogramm eines Rohextraktes in CS_2, darunter die mit dem Gitter-Meßspektroskop ermittelten Werte.

(vgl. Zechmeister 1934, S. 87/88) aufmerksam gemacht. Die über eine gewisse Spaltbreite hinweg integrierende spektrophotometrische Registrierung liefert wohl gerade an den Stellen starker Kurvenkrümmungen ungenauere Werte als die spektroskopische Ablesung. Wenn auch die spektrophotometrischen Daten nicht unmittelbar mit den auf spektroskopischem Weg ermittelten Werten verglichen werden können, so sind sie doch jederzeit reproduzierbar und können zum Vergleich mit den auf

gleichem Weg gewonnenen Absorptionskurven herangezogen werden. Ein wichtiger Hinweis für die Identität des Pilzpigments mit Lycopin ergibt sich daher aus der Tatsache, daß die in Abb. 2 wiedergegebene Absorptionskurve mit den von SEYBOLD und KNIE-ENGELS (noch nicht veröffentlicht) ebenfalls mit der HARDY-Apparatur aufgenommenen Lycopinkurven identisch ist.

Auf Grund der bisher erörterten spektroskopischen und spektrometrischen Befunde kann das Pilzpigment jedoch noch nicht mit Sicherheit als Lycopin angesprochen werden, zumal für die spektralen Eigenschaften der Polyene nicht das Gesamtmolekül, sondern lediglich die chromophore Gruppierung entscheidend ist. So sind die beiden natürlichen, rein aliphatisch gebauten Polyen-Alkohole Lycoxanthin und Lycophyll (ZECHMEISTER und v. CHOLNOKY 1936), die in pflanzlichen Organen häufig zusammen mit Lycopin vorkommen, von diesem auf spektroskopischem Weg nicht zu unterscheiden. Hier kann lediglich die chromatographische Adsorptionsmethode Auskunft darüber geben, welches von diesen aliphatischen Karotinoiden bei dem Pilzpigment vorliegt.

Chromatographische Analyse. Die Pigmentextrakte ließen sich weder an Puderzucker noch an Talkum (auch nicht aus benzinischer Lösung) adsorbieren. Kalziumkarbonat zeigte nur schwache Adsorption. Als brauchbares Adsorptionsmittel erwies sich Aluminiumoxyd (Al. oxyd. anhydr. puriss., Merck), an dem der Pilzfarbstoff sowohl aus Schwefelkohlenstoff- als auch aus Benzol- und Benzinextrakten gut adsorbiert werden konnte. Die Pigmentextrakte in Pyridin und Äther zeigten jedoch auch gegenüber diesem Adsorptionsmittel nur geringe Adsorptionsaffinität.

Das Chromatogramm eines CS_2-Extraktes an Al_2O_3 zeigt folgendes Bild: zuoberst bildet sich eine karminrote, gleichmäßig pigmentierte Zone aus, die sich über $^1/_3$ der Adsorptionssäule erstreckt. An diese schließt sich unmittelbar eine schwach pigmentierte zitronengelbe Zone an, die sich beim Entwickeln des Chromatogramms mit Schwefelkohlenstoff stark verbreitert und nahezu bis an das untere Ende der Säule reicht. Selbst bei langanhaltendem Entwickeln des Chromatogramms setzt sich diese diffuse Adsorptionszone nicht von der kompakten, scharf begrenzten oberen Zone ab. Die beiden Zonen des Chromatogramms wurden mechanisch getrennt und mit Pyridin eluiert. Im Scheidetrichter können die Farbstoffe durch Zugabe von Wasser wieder leicht in CS_2 übergetrieben werden (in beiden Fällen ist das Pigment in 100 cm^3 CS_2 überführt worden).

Das ziegelrote (etwas blaustichige) Eluat aus der oberen Zone des Chromatogramms zeigte im Gitter-Meßspektroskop praktisch die gleichen

Absorptionsbanden wie der Rohextrakt des Pilzpigments, ein Zeichen, daß das im Chromatogramm in Erscheinung tretende Begleitpigment nur in geringer Konzentration vorliegen kann. Die Absorptionsbanden und die dazugehörigen optischen Schwerpunkte dieses Pigmentanteils sind in Abb. 3 wiedergegeben (optische Schwerpunkte in CS_2: 5480, 5075, 4750 ÅE). Eine erneute Adsorption an Al_2O_3 ergab keinerlei Differenzierung der oberen Adsorptionszone. Lediglich Spuren des unterhalb adsorbierenden zitronengelben Pigmentanteils konnten nach längerem Entwickeln der Säule aus der oberen Zone herausgewaschen werden. Zur Prüfung der Identität des homogen adsorbierenden Pigmentanteils

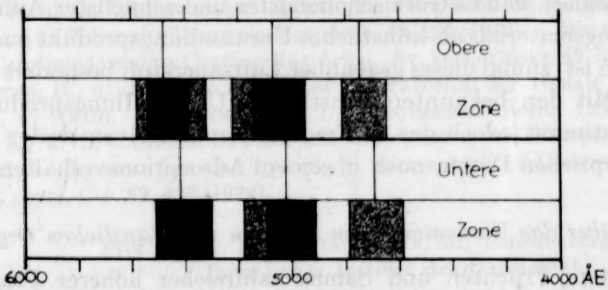


Abb. 3. Absorptionswerte der chromatographisch getrennten Pigmentkomponenten.

mit Lycopin ist ein Teil des Eluats (in CS_2) mit reinem Lycopin (in Kristallform) versetzt worden. Das mit diesem Pigmentgemisch hergestellte „Mischchromatogramm" war vollkommen homogen und zeigte selbst nach langem Waschen mit dem reinen Lösungsmittel keinerlei Differenzierung. Wenn auch, durch die geringe Menge des Ausgangsmaterials bedingt, diese Farbstoffkomponente nicht in kristalliner Form dargestellt werden konnte, so dürfte damit doch der Beweis für die Identität des Hauptpigments von *Anthurus aseroëformis* mit Lycopin erbracht sein, zumal die mit Lycopin spektroskopisch identischen Polyenalkohole Lycoxanthin und Lycophyll ganz andere Adsorptionseigenschaften aufweisen.

Das in CS_2 blaßrosa gefärbte Eluat aus der unteren, zitronengelben Zone des Chromatogramms weist nur ganz geringen Pigmentgehalt auf. Die spektroskopischen Daten dieses Farbstoffes, der offenbar ein Begleit-Karotinoid darstellt, sind ebenfalls in Abb. 3 wiedergegeben. Die optischen Schwerpunkte der Banden (in CS_2) liegen bei 5420, 5025, 4695 ÅE. Bei der Darstellung in Abb. 3 ist zu beachten, daß die Breite der Absorptionsbanden des Begleitpigments bei einer Schichtdicke von 8 cm, die des Lycopins (obere Zone) jedoch bei einer Schichtdicke von 0,5 cm ermittelt worden ist. Wenn auch durch einen Vergleich der Bandenbreite nur eine sehr rohe Schätzung der (absoluten) Pigmentmengen möglich ist, so kann man aus diesen Werten doch entnehmen,

daß das Begleit-Karotinoid nur einen Bruchteil des Gesamtpigments ausmacht.

Eine eingehendere Analyse war mit der geringen Menge des Begleitfarbstoffs nicht möglich, und somit muß die Frage nach dessen Natur offen bleiben. Zwar steht dieses unbekannte Pigment spektroskopisch dem Isokarotin äußerst nahe, doch ist dieses Polyen bisher nie als natürlich vorkommendes Pigment aufgefunden, sondern lediglich als künstliches Umwandlungsprodukt aus Karotin erhalten worden (KUHN und LEDERER 1932). Es ist jedoch denkbar, daß das fragliche Polyen nicht als natürliches Begleitpigment des Lycopins in den Pilzhyphen vorkommt, sondern daß es trotz schonendster und schnellster Aufarbeitung des Ausgangsmaterials als künstliches Umwandlungsprodukt aus Lycopin entstanden ist, zumal dieses gegenüber Luftsauerstoff besonders empfindlich ist. Mit den bekannten künstlichen Umwandlungsprodukten des Lycopins stimmt jedoch das in Frage stehende Polyen weder in seinen spektroskopischen Daten, noch in seinem Adsorptionsverhalten überein.

Übersicht über das Vorkommen von Lycopin in pflanzlichen Organismen.

In Blüten, Früchten und Samen zahlreicher höherer Pflanzen ist Lycopin als Haupt- oder Nebenpigment nachgewiesen worden (vgl. ZECHMEISTER und v. CHOLNOKY 1938, Tabelle 11). Auch bei einigen niederen Organismen ist das Vorkommen von Lycopin bekannt (LEDERER 1938), u. a. bei Bakterien. So hat READER (1925) aus einer Großkultur von *Sarcina aurantiaca* auf chromatographischem Wege Lycopin als Hauptpigment (neben wenig Karotin) isoliert und rein dargestellt. In *Rhodovibrio-* und *Thiocystis*-Bakterien kommt Lycopin in geringer Menge als Begleitpigment mehrerer anderer Karotinoide vor (KARRER, SOLMSSEN und KÖNIG 1938). Über das Vorkommen von Lycopin in höheren Pilzen liegen jedoch nur wenig Angaben vor. Soweit ich sehe, ist Lycopin bisher lediglich bei einigen *Cantharellus*-Arten in geringer Menge als Begleitpigment von β- und α-Karotin nachgewiesen und isoliert worden (WILLSTAEDT 1937). Mit *Anthurus aseroëformis* liegt offenbar ein Basidiomycet vor, in welchem Lycopin als Hauptpigment — vielleicht sogar als einziges Pigment — enthalten ist.

Zusammenfassung.

Von einem Exemplar der in der Nähe von Heidelberg vereinzelt auftretenden tropischen Clathracee *Anthurus aseroëformis* wurde eine Pigmentanalyse durchgeführt. Auf spektroskopischem, spektrographischem und chromatographischem Wege konnte der Nachweis erbracht werden, daß in diesem Basidiomyceten Lycopin als Hauptpigment vorkommt.

Literatur.

Egle, K.: Über die Gültigkeit der Kundtschen Regel bei Chlorophyllspektren. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1** (1939). — Euler, H. v., P. Karrer, E. Klussmann u. R. Morf: Spektrometrische Messungen an Carotinoiden. Helvet. chim. Acta **15**, 502 (1932). — Karrer, P., U. Solmssen u. H. König: Carotinoide aus Purpurbakterien. III. Helvet. chim. Acta **19**, 1019 (1936). — Kuhn, R., u. H. Brockmann: Bestimmung von Carotinoiden. Z. physiol. Chem. **206**, 41 (1932). — Kuhn, R., u. E. Lederer: Iso-Carotin. Ber. chem. Ges. **65**, 637 (1932). — Lederer, R.: Sur les caroténoides des cryptogames. Bull. Soc. Chim. biol. Paris **20**, 611 (1938). — Rauh, W.: Beobachtungen an der tropischen Phalloidee *Anthurus aseroëformis* Mac Alpine. (Im Druck.) — Reader, V.: A note on the lipochromes present in certain Bacteria. Biochemic. J. **19**, 1039 (1925). — Seybold, A., u A. Weissweiler: Spektrophotometrische Messungen an grünen Pflanzen und an Chlorophyllösungen. Bot. Arch. **43**, 252 (1942). — Willstaedt, M.: Über die Carotinoide einiger *Cantharellus*-Arten. Sv. kem. Tidskr. **49**, 318 (1937). — Willstätter, R., u. H. H. Escher: Über den Farbstoff der Tomate. Z. physiol. Chem. **64**, 47 (1910). — Zechmeister, L.: Carotinoide. Berlin 1934. — Zechmeister, L., u. L. v. Cholnoky: Die chromatographische Adsorptionsmethode. Wien 1938. — Lycoxanthin und Lycophyll, zwei natürliche Derivate des Lycopins. Ber. chem. Ges. **69**, 422 (1936).

Prof. Dr. K. Egle, Frankfurt a. M., Senckenberganlage 27,
Botanisches Institut der Universität.

Planta, Bd. 38, S. 244—279 (1950).

Aus den Botanischen Anstalten und dem Physiologisch-chemischen Institut der Universität Göttingen.

BEZIEHUNGEN ZWISCHEN FERMENTTÄTIGKEIT UND BLATTBEWEGUNG BEI PHASEOLUS MULTIFLORUS UNTER VERSCHIEDENEN PHOTOPERIODISCHEN BEDINGUNGEN.

Von

MARIA EHRENBERG.

Mit 18 Textabbildungen.

(Eingegangen am 21. Oktober 1949.)

Die seit langem bekannten mannigfachen tagesperiodischen Blattbewegungen bei höheren Pflanzen werden bekanntlich in Zusammenhang mit einer endogenen Tagesrhythmik gebracht, die auf der rhythmischen Folge bestimmter Stoffwechselvorgänge in der Zelle beruhen soll (BÜNNING 1934, 1942, MOSEBACH 1940). Eines der wesentlichsten Glieder dieser Kette soll die rhythmische Änderung der Fermenttätigkeit sein.

Ein periodischer Wechsel der Fermentaktivität im Verlauf von 24 Std kann auf Grund vieler Versuche verschiedener Forscher auch durchaus als erwiesen angesehen werden. Als erste fanden BROWN und MORRIS (1893) bei *Tropaeolum majus* tägliche Aktivitätsschwankungen der Amylase und zwar einen Anstieg in den Abend- und Nachtstunden. Zu gleichem Ergebnis kamen SYSSAKYAN und KOBYAKOWA (1940) und RUBIN und Mitarbeiter (1941) für Invertase bei *Saccharum officinarum*, MOROZOV (1941) ebenfalls für Invertase bei *Bromus inermis*, SYSSAKYAN und KOBYAKOWA (1941 I) für Protease und BÜNNING (1942) für Amylase bei *Phaseolus multiflorus*. Nur SJÖBERG (1922) gibt an, daß die Amylasetätigkeit bei *Phaseolus multiflorus* gegen Abend leicht absänke. SJÖBERGS Versuche sind aber mit einem methodischen Fehler behaftet; er untersuchte im Verlauf eines Tages verschiedene Zipfel eines Blattes, was jedoch, wie in dieser Arbeit gezeigt werden wird, nicht zu gesicherten Ergebnissen führen kann.

Es darf also angenommen werden, daß die Fermenttätigkeit in den Pflanzen rhythmisch abläuft. Dabei ist die beobachtete Tagesperiodizität nicht etwa die unmittelbare Antwort auf den täglichen Licht-Dunkelwechsel, sondern, wie BÜNNING (1942) durch Versuche bei konstanter Dunkelheit und RUBIN und Mitarbeiter (1941) durch solche bei umgekehrten Beleuchtungsbedingungen zeigen konnten, der Ausdruck einer endogenen Rhythmik. Nun weisen ja die photoperiodischen Blattbewegungen je nach dem Beleuchtungsrhythmus, dem die Pflanzen ausgesetzt werden, wechselnden Verlauf auf (PFEFFER 1907, 1915, BÜNNING 1937, FLÜGEL 1949); ob auch die Fermenttätigkeit sich synchron ändert, wie es der Fall sein muß, wenn letztere in ursächlichem

Zusammenhang zu ersteren steht, ist noch nicht bekannt. In den nachstehenden Versuchen wurde deshalb untersucht, *ob die zeitliche Dauer und Lage der beiden Phasen der Fermentkurven (Wirksamkeitsanstieg und Wirksamkeitsabfall) und die beiden Phasen der Blattbewegungen (Blatthebung und Blattsenkung) bei verschiedenen Licht-Dunkelrhythmen einander entsprechen.* Da nach BÜNNING (1935, 1942) vor allem die bei der Atmung beteiligten Fermente von Wichtigkeit zu sein scheinen, wurden die Untersuchungen an Amylase und Phosphatase durchgeführt.

Experimenteller Teil.

A. Methodik.

1. Das biologische Material und seine Vorbehandlung.

Als Fermentquelle dienten die Primärblätter von *Phaseolus multiflorus.*

Die Pflanzen standen bis zum Versuchsbeginn im Gewächshaus. Das Epikotyl und die Achselsprosse der Primärblätter wurden kurz nach ihrem Austreiben entfernt, so daß sich die Primärblätter dadurch besonders groß und kräftig entwickelten. Für den Versuch wurden die Blätter dann benutzt, wenn sie ihre endgültige Größe erreicht hatten (je nach Jahreszeit nach 20—30 Tagen). Vor der Abnahme der Blätter zur Fermentbestimmung wurden die Pflanzen 5—6 Tage in den für den betreffenden Versuch maßgeblichen Licht-Dunkelwechsel gebracht, der immer mit künstlichem Licht, (zwei 100-Watt-Birnen etwa 70 cm über den Blättern) hergestellt wurde.

Die Fermentbestimmungen wurden meistens im Abstand von 3 Std vorgenommen. Da Blätter verschiedener Pflanzen, ja sogar die beiden Blätter der gleichen Pflanze keine sicher vergleichbaren Resultate gaben (vgl. unten III, 1), wurden immer die Fermenttätigkeiten der *beiden Hälften ein und desselben Blattes* miteinander verglichen. Während die erste Hälfte (a) längs der Mittelrippe (5—10 mm davon entfernt) abgeschnitten und verarbeitet wurde, blieb die zweite (b) noch 3 Std länger an der Pflanze. Aus der Differenz der Fermentaktivität der beiden Hälften ergab sich dann ein etwaiger Anstieg (nachstehend durch positives Vorzeichen gekennzeichnet) oder Abfall (negatives Vorzeichen) der enzymatischen Leistung während dieses Intervalls. Zugleich mit der Hälfte b wurde von einem anderen Blatt wieder eine erste Hälfte (a) entnommen usw. und auf diese Weise die Beobachtungskette durchgeführt. Es erwies sich bald, daß bei ungleichmäßig ausgebildeten Blättern die Fermenttätigkeit in den beiden Hälften nicht gleich ist; deshalb wurden nur Blätter mit genau symmetrisch ausgebildeten Spreitenhälften benutzt. Für jedes Intervall wurden mindestens 3, bei besonderen Unklarheiten noch mehr Blätter untersucht.

2. Gewinnung der Enzympräparate.

Die nach der Abtrennung von der Pflanze sofort mit Leitungswasser gewaschene und mit Filtrierpapier abgetrocknete Blattprobe wurde

mit flüssiger Luft übergossen, im gefrorenen Zustand unter flüssiger Luft in einem Porzellanmörser fein zerrieben und anschließend, noch im gefrorenen Zustand, im Vakuumexsikkator (mittels Ölpumpe) über konzentrierter H_2SO_4 bei Zimmertemperatur getrocknet. Nach etwa 2 Std war der größte Teil der Feuchtigkeit entwichen und nach etwa 12 Std lag ein staubtrockenes Pulver vor.

Das rasche Gefrieren verminderte weitgehend die Vermischung von Plasma und Zellsaft, welche zu einer zumindest teilweisen Inaktivierung des aktiven Anteils der in der Zelle vorhandenen Fermentmenge führen kann (vgl. z. B. OPARIN 1934, OPARIN, MANSKAJA und GLASUNOW 1934). Außerdem wird durch die Tiefkühlung des Materials während der Abtötung verhindert, daß durch autolytische Prozesse, z. B. Spaltung hochmolekularer Eiweißkörper, an die das Ferment gebunden ist, dieses aus der inaktiven Form in die aktive (= gelöste) überführt wird.

Die Herstellung derartiger Enzymtrockenpräparate ist allgemein gebräuchlich und ihre Haltbarkeit für viele Monate, wenn auch nicht unbegrenzte Zeit (OPARIN 1934) nachgewiesen (vgl. NILSSON und ALM 1936, PFANKUCH 1936, FISCHER und Mitarbeiter 1938, Methoden der Fermentforschung 1941). Bei Nachprüfung zweier Blattpräparate nach 4 Monaten ergab sich eine Abschwächung der Phosphatasewirksamkeit in einem Fall um 10%, in einem anderen um 7%. Da die Versuche immer innerhalb eines Zeitraumes von 2—3 Wochen nach der Probeentnahme ausgeführt wurden, ist mit einer das Ergebnis beeinflussenden Abnahme der Fermentaktivität nicht zu rechnen.

3. Bestimmung der Amylase.

a) Die Enzymlösung. Die Bestimmung der freien Amylase (wie auch der Phosphatase, s. S. 248) geschieht am sichersten bei Gegenwart der feinpulverisierten Pflanzenteile. Da bei Benutzung von Extrakten durch Proteolyse (vgl. OPARIN und RISSKINA 1932) und durch die eventuell an den Gewebspartikeln adsorbierte Amylase (vgl. BROWN und MORRIS 1893, PALLADIN und POPOFF 1922) nicht die wahren Verhältnisse wiedergegeben werden, wurde jedesmal direkt vor Beginn des Versuches eine Suspension in folgender Weise hergestellt: Eine abgewogene Menge des trockenen Blattpräparates (40—50 mg) — für die miteinander zu vergleichenden Blattproben selbstverständlich immer die gleiche Menge — wurde unter Zusatz von 1—3 cm^3 Aqua dest. im Porzellanmörser zu einer Paste zerrieben, in einen Meßkolben (20—25 cm^3) überspült und mit Aqua dest. bis zur Marke aufgefüllt. Bei dieser kurzen Extraktion wird keine gebundene Amylase aktiviert (Methoden der Fermentforschung 1941). Mikroskopische Untersuchungen der so erhaltenen Suspension zeigten, daß der weitaus größte Teil der Zellen zerstört war; Zerreiben im Achatmörser mit feinem Quarzsand bei der Herstellung dieser Suspension ergab keine stärkere Zerkleinerung; die meisten Zellen wurden also bereits bei der Behandlung mit flüssiger Luft zerstört.

b) Substratlösung. Die Substratlösung wurde mit löslicher Stärke (Präparat Riedel-de Haën) hergestellt und zwar so, daß die Stärke kalt angerührt, in kochendes Wasser gegeben und 3 min aufgekocht wurde. Die Mengen wurden so gewählt, daß die Endkonzentration im Ferment-Substrat-Pufferansatz 0,7% Stärke betrug, da sich diese Konzentration, wie aus der Arbeit von EULER und SVANBERG (1920) hervorgeht, als günstig erwiesen hat. Die Stärkelösung wurde vor jedem Versuch neu hergestellt.

c) Das Puffergemisch. Als Puffergemisch diente der Phosphatpuffer nach SÖRENSEN, d. h. eine Mischung von bestimmten Teilen primären Kalium- und

sekundären Natriumphosphats. Das Wirkungsoptimum für die Amylase aus *Phaseolus multiflorus*-Blättern liegt nach SJÖBERG (1922 I) bei p_H 5,2—5,4; die Versuche wurden deshalb in diesem p_H-Bereich ausgeführt. Die p_H-Bestimmung geschah potentiometrisch (Chinhydron-Elektrode).

Zur Fermentbestimmung wurden 10 cm³ der frisch hergestellten Suspension aus getrockneten Blättern als Enzymlösung (in den meisten Fällen = 20 mg Trockensubstanz), 15 cm³ Stärkelösung (1,67%) und 10 cm³ Puffergemisch (m/15) miteinander gemischt. Ein Desinfiziens wurde nicht hinzugegeben, da die Versuche nie länger als 6 Std dauerten.

d) Gang der Untersuchung. Das Gemisch kam in einem mit einem Glasschälchen abgeschlossenen 100 cm³-Erlenmeyerkolben in einen Wasserthermostaten bei 40° (nach SJÖBERG 1922 II für *Phaseolus*-Amylase die Optimaltemperatur). Vor der Exposition wurde je eine Probe von 0,5 cm³ entnommen, in der die Mengen derjenigen Zucker und anderer reduzierender Substanzen bestimmt wurden, die im Ansatz, vor allem durch die Enzym- und Substratlösung, von vorneherein vorhanden sind und um welche die Hauptwerte, die die Menge der durch die Tätigkeit der Amylase gebildeten Maltose angeben sollen, korrigiert werden müssen. Nach 4 und 6 Std Exposition (unter gelegentlichem Umschütteln) wurden je 2 weitere Proben von 0,1 cm³ entnommen. Die gewählten Expositionszeiten liegen in dem Bereich (bis zu 6 Std Exposition), in welchem die Enzymreaktion beinahe monomolekular verläuft und in welchem daher etwaige Unterschiede in der Fermenttätigkeit verschiedener Blattproben deutlicher zu erkennen sind als nach längerer Expositionszeit, wo sie sich unter Umständen schließlich ganz verwischen. Von jedem Blattpulver wurden 2 Parallelansätze hergestellt, die Zahl der Parallelbestimmungen jeder Probeentnahme betrug also 4 je Enzympräparat.

Tabelle 1. *Prüfung auf Maltase. (Maltose als Substrat: Versuch 1 0,01%, Versuch 2 1,00%).*

Expositionszeit in Stunden	Reduzierende Substanz in 1 cm³ der Lösung, berechnet als Glukose in mg	
	Versuch 1	Versuch 2
0	0,094	5,20
2	0,090	5,10
16	0,090	5,20

Die miteinander zu vergleichenden Blattproben a und b wurden immer jeweils im selben Versuchsgang, also auch mit den gleichen Substrat- und Pufferlösungen, auf ihre Fermentwirksamkeit hin geprüft, um die Sicherheit weitgehend konstanter Versuchsbedingungen zu haben.

Die Bestimmung der gebildeten Maltose geschah nach der Methode von HAGEDORN und JENSEN (1923). Zur Berechnung der Maltosemenge aus dem Verbrauch an Thiosulfatlösung wurde die Tabelle von WEISE und v. BRAND (1933) benutzt. Die Sistierung der Amylasetätigkeit im Zeitpunkt der Probeentnahme geschah durch die von HAGEDORN und JENSEN zur Enteiweißung vorgeschriebenen Maßnahmen, ebenfalls die Entfernung der Gewebspartikel.

Als *Maß für die Amylaseaktivität* wird nachstehend *die Anzahl Milligramm Maltose* benutzt, *die durch 1 mg trockenes Blattpräparat gebildet wird.*

Daß unter diesen Versuchsbedingungen nur Maltose und nicht durch Maltase auch Glukose gebildet wird, geht aus den Untersuchungen von SJÖBERG (1922 I und II) an *Phaseolus*blättern und ebenfalls aus eigenen Versuchen hervor. In diesen wurde statt der Stärkelösung als Substrat eine Maltoselösung dem Ansatz hinzugegeben, der im übrigen vollständig mit demjenigen für die Amylasebestimmung übereinstimmte, also auch einen p_H von 5,2 hatte. Die in Tabelle 1 wiedergegebenen Ergebnisse dieser Versuche zeigen, daß der Gehalt an reduzierenden Substanzen im Verlauf von 2 und selbst von 16 Std praktisch konstant blieb,

d. h. keine Maltasetätigkeit stattfand. Damit ist erwiesen, daß jedenfalls bei einem p_H von 5,2 keine Maltasetätigkeit vor sich ging.

4. Bestimmung der Phosphatase.

a) Die Enzymlösung. Die Enzymlösung wurde in derselben Weise hergestellt wie für die Amylasebestimmung.

b) Die Substratlösung. Als besonders günstig hat sich in den Untersuchungen über Phosphatase bei höheren Pflanzen Na-β-Glycerophosphat erwiesen. PFANKUCH (1936) gibt als optimale Konzentration des sauren Na-β-Glycerophosphates etwa 5% = 0,16 mol an, während GIRI (1937) bei der neutralen Form das Maximum der Wirksamkeit bei 0,06—0,12 mol fand. Für die vorliegenden Versuche wurde jedoch eine Konzentration im Reaktionsgemisch des neutralen Na-β-Glycerophosphates (Präparat Fraenkel und Landau) von 0,75% = 0,035 mol angewandt, da schon bei einer 1%-igen Konzentration (= 0,05 mol) die Kapazität des verwendeten Puffergemisches nicht ausreichte. Das Ferment wirkt aber nach GIRI auch bei der angewandten Substratkonzentration noch fast optimal.

c) Das Puffergemisch. Als Pufferlösung wurde der Essigsäure-Na-Acetatpuffer nach MICHAELIS gewählt, aber nicht mit der von MICHAELIS angegebenen 1/10 n sondern mit 1 n Konzentration, um auch auf diese Weise die Konstanz der H-Ionenkonzentration im Versuch möglichst zu sichern. Als optimalen p_H-Bereich für die Phosphatase finden sich in der Literatur bei allen bisherigen Untersuchungen an höheren Pflanzen Werte zwischen p_H 5,0 und 6,0. In der vorliegenden Arbeit hatten die Pufferlösungen einen p_H von 5,7 (s. IGNATIEFF und WASTENEYS 1936). Das Substrat wurde in Substanz zum Puffergemisch hinzugegeben, um weitere Verdünnung zu vermeiden.

d) Gang der Untersuchung. Ein 25 cm³ Erlenmeyer-Kolben wurde mit je 5 cm³ der Enzymlösung, die 10 mg Trockensubstanz enthielt, beschickt und auf 38° vorgewärmt. 5 cm³ der ebenfalls vorgewärmten Na-β-Glycerophosphat-Pufferlösung wurden hinzugegeben, umgeschüttelt und nach genau 8 bzw. 15 min nach vorherigem Umschütteln 2 Proben von je 2 cm³ entnommen und zur Enteiweißung zu 2 cm³ einer 7%-igen Trichlor-Essigsäure-Lösung hinzugegeben. Nach 5 min wurde abfiltriert und in 2 cm³ des Filtrates der P-Gehalt nach der kolorimetrischen Methode von LOHMANN und JENDRASSIK (1926) bestimmt. Als Reduktionsmittel diente an Stelle der Aminonaphtholsulfosäure (Eikonogen) das von MÜLLER (1935) vorgeschlagene 2,4-Diamidophenolchlorhydrat (Amidol). Statt des kolorimetrischen Farbvergleiches wurde die Bestimmung des Absorptionswertes der zu analysierenden Flüssigkeit durch ein Pulfrich-Photometer angewandt und zwar mit Filter S 72 (rot). Zur Bestimmung der in dem Enzympräparat von vorneherein vorhandenen anorganischen Phosphorsäure wurde jeweils in einem gesonderten Ansatz statt der Substratlösung 5 cm³ Aqua dest. zu der Enzymlösung hinzugegeben. Da spezielle Untersuchungen zeigten, daß die Menge der im Blattpräparat vorhandenen anorganischen Phosphorsäure sich während der Dauer der Exposition im Thermostaten ohne Glycerophosphatzusatz nicht durch eventuell dabei aus blatteigenen organischen P-Verbindungen freiwerdende anorganische Phosphorsäure erhöht, geschah die Bestimmung der anorganischen Phosphorsäure nur nach 15 min: Zwei Proben von je 2 cm³ wurden dem Kontrollansatz entnommen und ihr P-Gehalt wie bei den Hauptproben ermittelt. Die um den dabei gefundenen Wert korrigierten Hauptwerte gaben dann die Menge des innerhalb von 8 bzw. 15 min abgespaltenen P an.

Das als Substrat verwandte Na-β-Glycerophosphat enthielt, wie Bestimmungen zeigten, nur 0,03% anorganischen P; in 1 cm³ Ansatzlösung (= 1 mg Blatt-Trocken-

substanz) waren es 0,2 γ, die vernachlässigt werden konnten, zumal es sich in den miteinander zu vergleichenden Ansätzen immer um die gleiche Menge handelte.

Alle Bestimmungen wurden immer auch an einem gleichzeitigen Parallelansatz durchgeführt.

Als *Maß der Phosphatasewirksamkeit dient die Menge von anorganischem P in* γ gerechnet, *die von 1 mg Blatt-Trockensubstanz in 8 bzw. 15 min abgespalten wird.*

Die im Vergleich zu den Amylaseversuchen sehr geringe Dauer der Expositionszeiten war notwendig, um auf jeden Fall einen allmählichen Ausgleich etwaiger Aktivitätsunterschiede bei den zu vergleichenden Blattproben zu vermeiden, wie ein solcher bei 2 verschiedenen Blattproben z. B. weitgehend schon nach einer Expositionszeit von 45 min erreicht wurde.

Im ganzen wurden für die Ermittlung der verschiedenen Tageskurven der Fermenttätigkeit *etwa 470 Fermentbestimmungen* vorgenommen. Die Durchführung der Versuche erforderte, wie schon aus der Methodik zu ersehen ist, viel Zeit. Daraus und aus der hohen Zahl an Bestimmungen für nur wenige Kurven erklärt es sich, daß für jeden Rhythmus nur gerade so viele Bestimmungen ausgeführt wurden, wie unbedingt zur Festlegung des Kurvenverlaufes notwendig waren.

B. Ergebnisse.

1. Vorversuche über die Fermentaktivität in verschiedenen Blättern und Blatteilen.

In fast allen Arbeiten über die Fermenttätigkeit der Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten werden die Fermentaktivitäten verschiedener Blätter (einzelner oder mehrerer) miteinander verglichen, ohne das vorher geprüft wurde, ob das überhaupt ohne weiteres zulässig ist.

Um in dieser Hinsicht ganz sicher zu gehen, wurden zunächst die Phosphatase- und Amylasetätigkeiten der beiden Primärblätter (A und B) einer Anzahl von *Phaseolus multiflorus*-Pflanzen miteinander verglichen (Tabelle 2 und 3). Wie man sieht, war die *Fermenttätigkeit der einzelnen Pflanzen* (Nr. 1—9 und Nr. 10—19) *außerordentlich verschieden.* Bei der Phosphatase bewegte sie sich zwischen 5,8 und 18,0 und bei der Amylase zwischen 1,21 und 5,26 γ. Diese Variationen können, wie später gezeigt werden wird, durch verschiedenes Alter der einzelnen Individuen bedingt sein, aber sie treten, wie z.B. bei den Pflanzen 15, 16, 17 und 19 der Tabelle 3, auch bei gleichaltrigen Pflanzen auf. — Jedenfalls kann die *Leistung verschiedener*

Tabelle 2. *Phosphatase-Aktivität (*γ *P je 1 mg Blatt-Trockensubstanz) in den jeweils zu einer Pflanze gehörigen beiden Primärblättern (A und B). (Expositionszeit 8 min.)*

Pflanzen-Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Alter in Tagen		30	25	18	19	19	24	30	23	23
Primärblatt	A	10,0	12,0	13,0	14,2	11,6	11,2	8,5	9,9	6,9
	B	11,0	15,0	18,0	14,7	15,6	12,0	5,8	7,3	7,2
Differenz zwischen A u. B	in γ	1,0	3,0	5,0	0,5	4,0	0,8	2,7	2,6	0,3
	in %*	10,0	25,0	38,5	3,4	34,5	7,0	46,6	35,6	4,3

* % berechnet auf den kleineren Wert.

Tabelle 3. *Amylase-Aktivität (Milligramm Maltose je 1 mg Blatt-Trockensubstanz) in den jeweils zu einer Pflanze gehörigen beiden Primärblättern (A und B). (Expositionszeit 4 Stunden.)*

Pflanzen-Nr. . . .		10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Alter in Tagen . . .		—	27	27	27	32	23	23	23	30	23
Primärblatt	A	4,50	4,43	4,02	4,70	3,04	2,58	1,57	3,18	2,89	4,68
	B	4,40	5,26	3,30	5,59	3,70	2,16	1,21	2,39	2,13	3,70
Differenz zwischen A u. B	in mg . .	0,10	0,83	0,73	0,89	0,66	0,42	0,36	0,79	0,76	0,98
	in % * .	2,2	18,7	21,7	19,0	21,7	19,4	29,7	33,1	35,7	26,5

* % berechnet auf den kleineren Wert.

Pflanzen keinesfalls zur Aufstellung einer Tageskurve der Fermentaktivität benutzt werden (es sei denn, daß man den Mittelwert aus einer *sehr* großen Zahl von Blättern aufstellt). Weniger groß waren die Unterschiede *bei den beiden Primärblättern* (A und B) *der gleichen Pflanze*, die sich meist in derselben Größenordnung bewegten; aber *auch bei ihnen traten noch Abweichungen bis fast 50%* (Tabelle 2, Pflanzen-Nr. 7) auf, obgleich es sich dabei doch um altersmäßig, ontogenetisch und morphologisch gleichwertige Gebilde handelt. Günstigstenfalls betrug die Differenz zwar nur etwa 2% (Tabelle 3, Pflanzen-Nr. 10), aber sie war im allgemeinen so groß, daß sie, wie sich unten noch zeigen wird, durchaus in den Bereich der in den untersuchten Intervallen von 3 Std auftretenden Aktivitätsänderungen fällt.

Tabelle 4. *Phosphatase-Aktivität in den beiden Hälften vollständig symmetrischer (a) und unsymmetrischer (b) Primärblätter.*

a) Symmetrische Blätter.

Versuchs-Nr.	Expositionszeit in Minuten	P in γ		
		Hälfte 1	Hälfte 2	Differenz zwischen Hälfte 1 und 2
1	8	10,7	10,8	0,1
	15	16,7	16,9	0,2
2	8	—	—	—
	15	17,6	17,6	0,0
3	8	14,8	14,8	0,0
	15	22,0	22,4	0,4
4	8	12,2	12,4	0,2
	15	—	—	—

b) Unsymmetrische Blätter.

Versuchs-Nr.	Expositionszeit in Minuten	P in γ		
		Hälfte 1 (normal)	Hälfte 2 (deformiert)	Differenz zwischen Hälfte 1 und 2
1	8	8,0	7,3	—0,7
	15	14,8	13,0	—1,8
2	8	11,6	10,8	—0,8
	15	20,8	19,4	—1,4
3	8	20,8	18,1	—2,7
	15	29,8	27,5	—2,3
4	8	11,7	10,5	—1,2
	15	19,2	16,4	—2,8
5	8	11,2	10,9	—0,3
	15	22,6	21,5	—1,1

Da also die Benutzung ganzer Blätter nicht zu exakten Resultaten führen kann, wurde untersucht, ob vielleicht *Teile eines einzigen Blattes* im selben Zeitpunkt hinreichende Aktivitätsgleichheit aufweisen. Bei der Prüfung der Fer-

menttätigkeit der beiden Blatthälften ergab sich für die Phosphataseaktivität (Tabelle 4), daß *nur die Hälften vollständig symmetrischer Blätter gleichzeitig etwa gleiche Fermentwirksamkeit* besitzen, während diejenigen unsymmetrisch gewachsener Blätter, — z. B. mit weniger stark ausgebildeter Blattbasis oder geringerer Breite der einen Hälfte (= deformierte Hälfte) — eine zur gleichen Zeit verschiedene Fermenttätigkeit aufweisen.

Es handelt sich dabei wohl um eine Stoffwechselstörung im Sinne einer Hemmung, denn die Fermentwirksamkeit war *in der deformierten Hälfte immer* gegenüber der normal bzw. stärker ausgebildeten Hälfte *herabgesetzt* und das um so mehr, je weiter die deformierte Hälfte von der normalen abwich[1].

Am wünschenswertesten ist natürlich, die ganze Tageskurve der Fermentwirksamkeit an einem einzigen Blatt zu ermitteln. Dazu müßten aber in einem bestimmten Zeitpunkt alle Teile des Blattes die gleiche Fermenttätigkeit aufweisen, was von vorneherein wegen der verschiedenen Wachstumsverteilung über die verschiedenen Regionen des Blattes unwahrscheinlich ist[2]. Immerhin wurden an symmetrischen Blättern in jeder der beiden Hälften (r und l) die Basis (B) und Spitze (S) auf ihre Fermenttätigkeit untersucht. Tabelle 5 gibt die Ergebnisse von 2 derartigen Versuchen in verschiedener Anordnung wieder. Sie zeigt, daß die *Enzymwirksamkeit in der Basis* der beiden untersuchten Blätter um 16,3 bzw. 25,2% *höher ist als in der Spitze*, und bestätigt Ergebnisse von Sjöberg (1922 I) und Syssakyan und Kobyakowa (1941 II) über die Amylasetätigkeit in Kotyledonen von *Phaseolus vulgaris* bzw. den Laubblättern von *Helianthus annuus*.

Tabelle 5. *Phosphataseaktivität in Blattspitze (S) und Blattbasis (B) in den beiden Hälften (r und l) vollständig symmetrischer Blätter. (Exposition 8 min.)*

Versuchs-Nr.	Blattregion	Blatthälfte r	Blatthälfte l	l + r	Differenz zwischen S und B	Differenz in Prozent
1	S	6,7	8,0	14,7	2,4	16,3
	B	9,1	8,0	17,1		
2	S	8,7	9,1	17,8	4,5	25,2
	B	11,5	10,8	22,3		

Versuchs-Nr.	Blatthälfte	Blattregion S	Blattregion B	S + B	Differenz zwischen r und l	Differenz in Prozent
1	r	6,7	9,1	15,8	0,2	1,2
	l	8,0	8,0	16,0		
2	r	8,7	11,5	20,2	0,3	1,4
	l	9,1	10,8	19,9		

[1] Ob die starken Differenzen in der Fermenttätigkeit bei den verschiedenen ganzen Blättern auch ähnliche Ursache haben, wurde nicht untersucht, ist aber durchaus nicht unwahrscheinlich.

[2] Auch andere stoffwechselphysiologische Leistungen, z. B. die Photosynthese, nehmen von der Basis zur Spitze und von der Mitte zu den Rändern ab (Drautz, 1935).

Die Tabelle 5 zeigt ferner, daß die Hälften der Blattspitze und die Hälften der Blattbasis keine gleiche Phosphataseaktivität besitzen. Wird aber die Phosphataseaktivität der halben Blattspitze zu der dazugehörigen Basishälfte addiert, dann gibt diese Summe für beide Blatthälften praktisch gleiche Werte, ein Befund, der nach den in Tabelle 4 mitgeteilten Ergebnissen an symmetrischen Blättern zu erwarten war.

Aus allen diesen Vorversuchen geht also eindeutig hervor, *daß exakte Ergebnisse für die Ermittlung einer Tageskurve der Fermenttätigkeit nur unter Benutzung der Blatthälftenmethode und nur mit symmetrischen Blättern zu erzielen sind.*

2. Tagesverlauf der Fermenttätigkeit bei verschiedener photoperiodischer Behandlung der Pflanzen.

Von der großen Zahl der Beleuchtungsrhythmen, bei denen die Schlafbewegungen der Primärblätter beobachtet und nach der PFEFFERschen Methode (1907) kurvenmäßig von verschiedenen Forschern registriert worden sind, wurden für die vorliegenden Untersuchungen 3 Rhythmen ausgewählt und zwar der 9:15stündige (9 Std Licht, 15 Std. Dunkelheit[1]), der 1:23stündige und der 6:6stündige.

a) Licht-Dunkelwechsel 9:15 Std. In einem Rhythmus von 9 Std Licht und 15 Std Dunkelheit zeigte die Blattbewegungskurve (Abb. 1) einen gleichmäßigen Verlauf mit großer Amplitude[2]; die Entfaltung der Bewegungstendenzen war also normal und kräftig. Daher war zu vermuten, daß auch die Fermenttätigkeit, sofern sie korrelativ mit den Blattbewegungen verbunden ist, ebenfalls deutlich ausgeprägte tagesperiodische Schwankungen erkennen ließe.

Die 24stündige Schwingungsperiode wurde in 8 Intervalle von je 3 Std eingeteilt, angefangen mit dem Beginn der Lichtperiode (meistens um 8 Uhr); es wurden also 8 Messungen in 24 Std durchgeführt.

Bei einem Teil der Versuche konnte die Lichtperiode wegen häufiger zeitbedingter Stromunterbrechungen während des Tages nicht in die Zeit von 8—17 Uhr gelegt, sondern mußte in die Nachtstunden verlegt werden. Die Blattbewegung stellte sich dann nach kurzer Zeit auf die neue Hell-Dunkelrhythmik um. Die Analyse der Fermenttätigkeit mußte zeigen, ob auch sie sich dem neuen Rhythmus anpaßt. Das war nach den Ergebnissen von HIBBARD (1937) zu erwarten, der in anderem Zusammenhang schon eine schnelle Umstellung der Fermenttätigkeit auf neue Beleuchtungsbedingungen festgestellt hat, und zwar bei *Soja var. Biloxi* bereits nach 5 Tagen. RUBIN und Mitarbeiter konnten demgegenüber bei Untersuchungen über die Invertasetätigkeit von *Saccharum officinarum* nach 5 Tagen nur für die Synthese eine völlige Umstellung auf andere Beleuchtungsbedingungen nachweisen, während die Hydrolyse unbeeinflußt blieb und erst nach 11 Tagen gewisse Veränderungen in ihrem Tageskurvenverlauf erkennen ließ. Dieses ver-

[1] Die Dunkelstunden sind immer unterstrichen.

[2] Die Bewegung wurde in der üblichen Weise durch Hebelübertragung auf eine rotierende Trommel spiegelbildlich registriert (vgl. PFEFFER 1907, FLÜGEL 1949).

schiedene Verhalten mag mit verschiedener Reaktionsgeschwindigkeit der Pflanzenarten zusammenhängen; auch die Umstellung der Blattbewegungen bei Änderung der Beleuchtungsbedingungen erfolgt ja nach PFEFFER (1907, 1915) verschieden rasch. Es ist schade, daß die RUBINschen Untersuchungen nicht an einer schlaftätigen Pflanze ausgeführt sind, sonst wäre es möglich, daraus auf Zusammenhänge zwischen der Umstellungsfähigkeit der Blattbewegung und der Fermentaktivität zu schließen. Bei *Phaseolus* jedenfalls kam diese Anpassung des Rhythmus der Fermenttätigkeit — wie aus den Kurven deutlich werden wird —, rasch zustande.

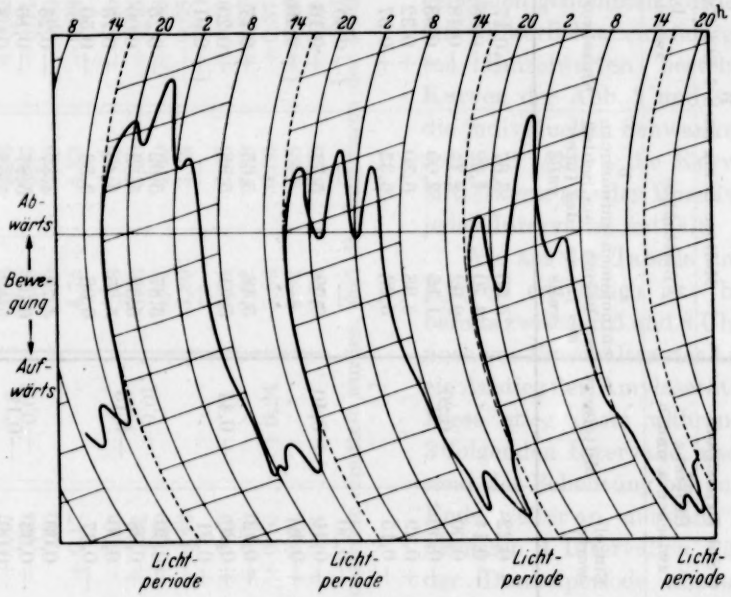


Abb. 1. Kurve der Blattbewegung im Licht-Dunkelwechsel 9:15 Std (Dunkelzeit schraffiert).

Amylasetätigkeit. In Tabelle 6 sind die in den einzelnen Intervallen gefundenen Werte zusammengestellt. Die Differenzen zwischen den a- und b-Werten (am Anfang und Ende des 3stündigen Intervalles) sind hier — wie in den folgenden Tabellen — in Absolutwerten angegeben.

Sie hätten natürlich auch in Relativwerten und zwar in Prozent des a-Wertes ausgedrückt werden können. Bei der entsprechenden Berechnung ergab sich aber, daß bei gleichen absoluten Differenzwerten die Prozent-Werte wegen der sehr verschiedenen Höhe des Ausgangswertes (a) recht verschieden sein können. Es entstand also die Frage: Ist für das Maß der Schwankungen der Fermentaktivität die absolute oder die relative Veränderung maßgebend? Ihre Beantwortung ist aber auf Grund der vorliegenden Versuche nicht möglich, denn eine Regel (etwa im Durchschnitt große absolute Differenzen bei größerer Fermentwirksamkeit und kleinere bei geringer) war nicht festzustellen. Die absoluten Werte wurden schließlich deshalb gewählt, weil sich durch die Relativwerte gewisse Tatsachen nicht wiedergeben lassen. Für die Hauptfragestellung ist es übrigens belanglos, welche Werte benutzt werden.

Tabelle 6. *Amylase-Aktivität im 9:15-Stundenrhythmus (Lichtperiode 8—17 Uhr). Entnahme der Blattproben in Intervallen von 3 Std.*

Intervall-Nr	Versuchs-Nr.	Monat und Jahr der Probe-entnahme	A Maltose in mg nach 4 Std Exposition				B Maltose in mg nach 6 Std Exposition				Alter der Pflanzen in Tagen
			Blatthälfte		Differenz zwischen a und b		Blatthälfte		Differenz zwischen a und b		
			a entnommen zu Beginn des Intervalls	b entnommen am Schluß des Intervalls	Einzelwerte	Mittelwert	a entnommen zu Beginn des Intervalls	b entnommen am Schluß des Intervalls	Einzelwerte	Mittelwert	
I (8—11 Uhr)	1	11. 48	4,55	4,77	+0,22		5,50	5,67	+0,17		27
	2	11. 46	3,19	3,05	—0,14		4,70	4,62	—0,08		23
	3	11. 46	2,65	2,65	0,00	+0,20	2,92	2,74	—0,18	+0,26	24
	4	11. 46	0,60	1,20	+0,60		1,16	2,09	+0,93		23
	5	11. 48	5,43	5,82	+0,39		5,98	6,30	+0,32		27
	6	11. 48	5,66	5,81	+0,15		5,96	6,33	+0,37		27
II (11—14 Uhr)	1	11. 46	4,71	5,21	+0,50		—	—	(+0,50)*		27
	2	11. 46	4,45	4,76	+0,31	+0,40	5,59	5,75	+0,16	+0,35	27
	3	11. 46	4,37	4,77	+0,40		—	—	(+0,40)*		23
III (14—17 Uhr)	1	10. 46	4,34	4,46	+0,12		5,48	5,65	+0,17		27
	2	10. 46	4,02	4,22	+0,20	+0,41	5,61	5,86	+0,25	+0,44	27
	3	10. 46	3,30	4,21	+0,91		—	—	(+0,91)*		27
IV (17—20 Uhr)	1	10. 46	5,26	4,96	—0,30		5,87	5,62	—0,25		27
	2	10. 46	4,43	4,51	+0,08	—0,15	5,53	5,53	0,00	—0,15	27
	3	4. 48	4,59	4,59	0,00		5,25	5,40	+0,15		19
	4	10. 46	4,10	3,73	—0,37		6,06	5,56	—0,50		27
V (20—23 Uhr)	1	10. 46	2,73	2,73	0,00		4,72	4,47	—0,25		23
	2	4. 48	5,26	4,93	—0,33	—0,19	6,03	5,87	—0,16	—0,14	19
	3	10. 46	4,82	4,82	0,00		5,47	5,55	+0,08		27
	4	4. 48	4,72	4,31	—0,41		5,35	5,14	—0,21		26

VI (23—2 Uhr)	1	4. 48	4,15	4,15	0,00		5,13	5,04	—0,09		26
	2	12. 46	3,70	3,87	+0,17		4,76	4,85	+0,09		32
	3	9. 47	3,02	2,39	—0,63	—0,06	4,28	3,57	—0,71	—0,13	23
	4	4. 48	4,12	4,12	0,00		5,19	5,19	0,00		26
	5	4. 48	3,81	3,98	+0,17		4,75	4,83	+0,08		19
VII (2—5 Uhr)	1	5. 47	1,70	1,57	—0,13		2,78	2,49	—0,29		23
	2	5. 47	2,16	2,37	+0,21	—0,01	3,05	3,30	+0,25	—0,13	23
	3	9. 47	3,18	3,47	+0,29		4,41	4,49	+0,08		23
	4	5. 47	2,58	2,16	—0,42		3,89	3,34	—0,55		23
VIII (5—8 Uhr)	1	5. 47	1,21	1,64	+0,43		1,84	2,63	+0,79		23
	2	5. 47	0,79	1,09	+0,30		1,22	1,79	+0,57		23
	3	9. 47	4,23	4,93	+0,70	+0,24	5,69	6,06	+0,37	+0,33	26
	4	9. 47	3,74	3,53	—0,21		4,92	4,88	—0,04		26
	5	9. 47	2,85	2,81	—0,04		3,74	3,70	—0,04		23

* Da in diesen Versuchen keine 6-Stunden-Expositionswerte ermittelt wurden, sind die Differenzen der 4-Stunden-Expositionswerte eingesetzt worden.

Die sich nach 3 Std ergebenden Differenzen sind in den Abb. 2—4 kurvenmäßig (wie auch bei den folgenden Rhythmen) in der Weise wiedergegeben, daß immer als Nullpunkt jedes Intervalls der Endpunkt des vorhergehenden genommen wurde. Die aus willkürlich aneinandergereihten Einzelwerten bestehenden Kurven der Abb. 2 und 3 zeigen die individuellen Schwankungen, während Abb. 4 die Kurve der Mittelwerte aus den Einzelwerten jedes Intervalles enthält.

Wie aus der Tabelle und den Kurven ersichtlich ist, begann bereits zwischen 5 und 8 Uhr, also noch vor Einschalten des Lichtes, ein Anstieg der Amylasetätigkeit. Diese stieg dann während der 3 folgenden Intervalle, also während der Belichtung bis zu deren Ende, weiter an, um dann in den nächsten 4 Intervallen während der Dunkelperiode abzusinken. Der Kurvenanstieg erstreckt sich über 12 Std, ebenso der Kurvenabfall. Außerdem ist in allen Kurven der Abb. 2—4 der Anstieg steiler als der Abfall (die durchschnittliche Differenz zwischen den a- und b-Werten war bei der 4- bzw. 6stündigen Expositionszeit im ansteigenden Kurventeil 0,40 bzw. 0,41, im abfallenden dagegen 0,32 bzw. 0,36).

Da der Anstieg der Fermenttätigkeit im VIII. Intervall bereits begann, wurden die Werte dieses Intervalles zur Verdeutlichung der Darstellung *in den Figuren sowohl am Anfang als auch zum Teil am Schluß noch einmal angeführt* (ebenso wurde bei den Kurven der folgenden Rhythmen verfahren).

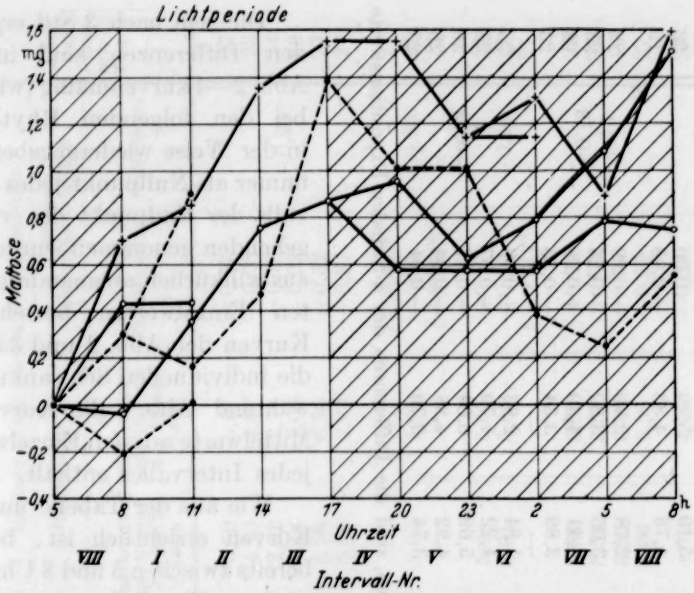


Abb. 2. Einzelwerte der Amylase-Aktivität im 9:15-Stundenrythmus (4 Std Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

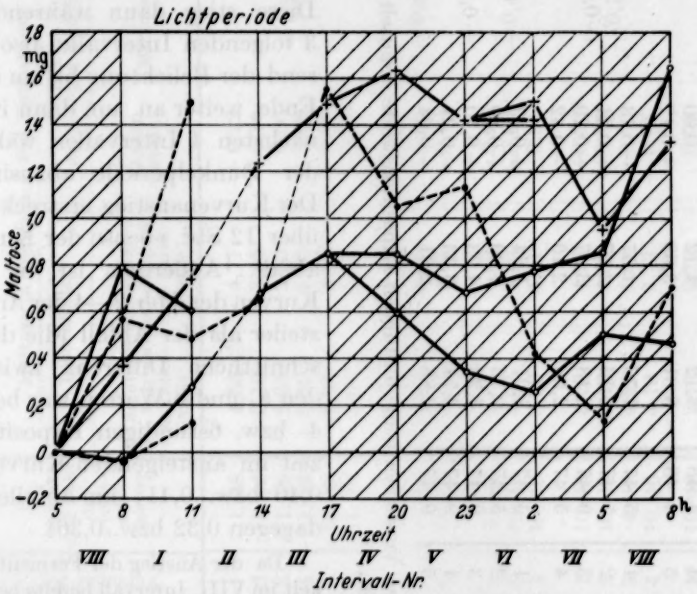


Abb. 3. Einzelwerte der Amylase-Aktivität im 9:15-Stundenrhythmus (6 Std Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

Im einzelnen zeigen die Kurven 2 und 3 besonders während der Dunkelperiode eine Anzahl von Zacken. Ein Blick auf Abb. 1 zeigt, daß auch die Kurve der Blattbewegung solche Zacken aufweist; ihre Lage ist jedoch an den einzelnen Tagen nicht

konstant. Es ist denkbar, daß diese Oszillationen der Blattbewegungskurve im Zusammenhang mit Schwankungen der Fermentaktivität von entsprechendem Ausmaß stehen, so daß die Zacken der Fermentkurven also nicht auf Meßungenauigkeit oder sonstiger Streuung der Werte beruhen würden, sondern der Ausdruck individueller Schwankungen in der Fermentaktivität wären. Bei der unregelmäßigen zeitlichen Lage wie Höhe der Oszillationen sowohl der Blattbewegungs- als auch der Fermentaktivitätskurven [die Maxima und Minima können auch an ganz anderen Stellen als in Abb. 1 liegen, wie die Abbildungen bei FLÜGEL (1949) zeigen] lassen sich aber keine sicheren Schlüsse in dieser Richtung ziehen. Einer experimentellen Bearbeitung ist die Frage leider auch nicht zugänglich,

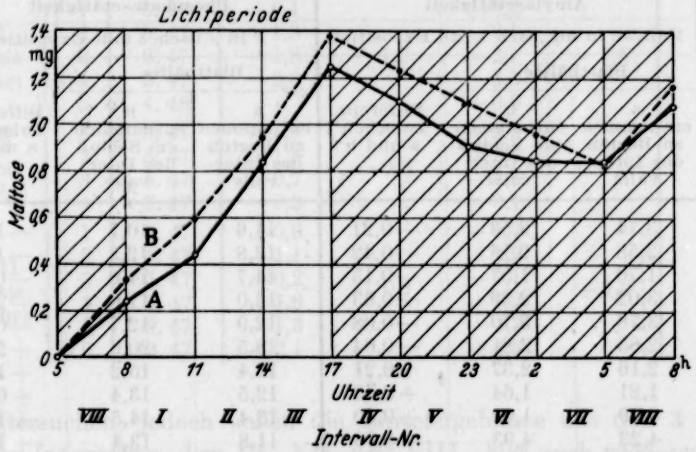


Abb. 4. Mittelwerte der Amylase-Aktivität im 9:15-Stundenrhythmus (Dunkelzeit schraffiert). Expositionszeit bei A 4 Std, bei B 6 Std.

weil sich bei einem Blatt nicht gleichzeitig sowohl die Bewegung wie die Fermentanalyse durchführen lassen; ein Nacheinander ist aber auch zwecklos, weil eine heute gemessene Bewegung ihre Oszillationen morgen zu ganz anderen Zeitpunkten haben kann (vgl. Abb. 1 und FLÜGEL 1949).

Trotz der verschiedenen Höhenlage der einzelnen Kurven in den Abb. 1 und 2 und der Oszillationen ist die auf- und absteigende Tendenz so übereinstimmend bei allen Werten, daß sie eine sehr klare Mittelkurve ergeben (Abb. 4), die durch weitere Einzelversuche im wesentlichen wohl kaum noch verändert werden könnte.

Phosphatasetätigkeit. Während der Untersuchung der Amylasetätigkeit in den Intervallen VI, VII und VIII wurde bereits mit der Prüfung der Phosphatasetätigkeit beim gleichen Rhythmus (9:15) begonnen, wobei die Amylase- und die Phosphatasetätigkeit meistens bei den gleichen Blattproben bestimmt wurden. Dabei ergab sich, daß in der Mehrzahl der Fälle die beiden Fermente sich gleichsinnig verhielten. In Tabelle 7 sind diese Versuche mit noch einigen weiteren zusammengestellt.

Auf den ersten Blick ist auffällig, daß die Vorzeichen bei beiden Fermente fast immer gleich sind, d. h. daß beide Fermente bei dem jeweiligen Versuch ihre

Aktivität im gleichen Sinne änderten. Drei der 18 Versuche (6, 15 und 17) weisen verschiedene Vorzeichen und somit ungleichsinniges Verhalten auf, das jedoch nur bei den Versuchen 15 und 17 wirklich entgegengesetzt ist, während bei Versuch 6 nur das eine der beiden Fermente (die Phosphatase) eine Wirksamkeitsänderung erfahren hatte, das andere aber nicht. Dasselbe gilt übrigens für Versuch 14; auch bei diesem Versuch kann also trotz gleicher Vorzeichen beiderseits nicht von einem gleichsinnigen Verhalten beider Fermente gesprochen werden.

Tabelle 7. *Schwankungen der Amylase- und Phosphatasetätigkeit desselben Blattes während eines Intervalles von 3 Std.*

Versuchs-Nr.	Amylasetätigkeit: Maltose in mg nach 4 Std Exposition			Phosphatasetätigkeit: P in γ nach 8 min Exposition		
	Blatthälfte		Differenz zwischen a und b	Blatthälfte		Differenz zwischen a und b
	a entnommen zu Beginn des Intervalls	b entnommen am Schluß des Intervalls		a entnommen zu Beginn des Intervalls	b entnommen am Schluß des Intervalls	
1	3,74	3,53	−0,21	11,6	10,1	−1,5
2	2,58	2,16	−0,42	13,8	12,3	−1,5
3	1,70	1,57	−0,13	14,7	14,0	−0,7
4	3,02	2,39	−0,63	13,0	11,0	−2,0
5	3,78	3,70	−0,08	12,9	12,7	−0,2
6	2,85	2,81	−0,04	18,5	20,6	+2,1
7	2,16	2,37	+0,21	13,4	15,2	+1,8
8	1,21	1,64	+0,43	12,5	13,4	+0,9
9	0,79	1,09	+0,30	13,4	14,5	+1,1
10	4,23	4,93	+0,70	11,8	13,4	+1,6
11	4,68	5,47	+0,79	10,2	12,7	+2,5
12	2,89	3,87	+0,99	9,3	12,1	+2,8
13	1,66	1,66	0,00	4,0	4,0	0,0
14	3,71	4,49	+0,78	8,3	8,4	+0,1
15	3,18	3,47	+0,29	15,0	14,7	−0,3
16	1,54	1,54	0,00	3,7	3,7	0,0
17	2,02	2,27	+0,25	20,8	18,1	−2,7
18	3,81	3,98	+0,17	13,6	14,5	+0,9

Das Ergebnis der Versuche der Tabelle 7 ist demnach: von den 18 untersuchten Blattproben verhielten sich die Fermente Amylase und Phosphatase in 14 Fällen (= 77,8%) gleichsinnig und in 4 Fällen (= 22,2%) nicht gleichsinnig. Daraus geht aber hervor, daß die beiden Fermente zwar nicht absolut miteinander gekoppelt sind, daß aber ihre Tätigkeit im allgemeinen jedenfalls in bezug auf die Tagesrhythmik in gleichen Zeiten gleichgerichteten Änderungen ihrer Wirkungsintensität unterliegt und beide also wahrscheinlich in irgendeiner Form im gleichen System, nämlich im Kohlenhydratstoffwechsel, zusammenwirken. Auf ein derartiges Zusammenwirken der beiden Fermente weisen übrigens auch schon gewisse Literaturangaben hin (COCKEFAIR 1931, HANES 1940, HASSID, DOUDOROFF und BARKER 1944 und JAMES 1946).

Nach den in Tabelle 7 zusammengestellten Befunden konnte darauf verzichtet werden, das Verhalten der Phosphatasetätigkeit noch weiter

Tabelle 8. *Phosphatase-Aktivität im 9:15-Stundenrhythmus (Lichtperiode 8—17 Uhr). Entnahme der Blattproben in Intervallen von 3 Std.*

Intervall-Nr. und Zeit	Versuchs-Nr.	Monat und Jahr der Probeentnahme	A P in γ nach 8 min Exposition: Differenz zwischen den Blatthälften a und b		B P in γ nach 15 min Exposition: Differenz zwischen den Blatthälften a und b		Alter der Pflanzen in Tagen
			Einzelwert	Mittelwert	Einzelwert	Mittelwert	
VI (23 bis 2 Uhr)	1	6. 47	—0,1		—0,2		28
	2	9. 47	—1,3		—2,1		26
	3	9. 47	—1,8	—1,3	—2,1	—1,5	26
	4	9. 47	—2,0		—3,3		23
	5	4. 48	—		+0,9		19
VII (2 bis 5 Uhr)	1	5. 47	+1,8		+2,3		23
	2	5. 47	—1,5		—2,5		23
	3	5. 47	—0,7	—0,2	—1,5	—0,5	23
	4	9. 47	—0,3		—0,1		23
VIII (5 bis 8 Uhr)	1	5. 47	+0,9		+1,7		23
	2	5. 47	+1,1		+2,9		23
	3	5. 47	+0,2		—0,1		23
	4	9. 47	+1,6	+0,7	+1,2	+1,3	26
	5	9. 47	—1,5		—2,3		26
	6	9. 47	+2,1		+4,5		23

zu untersuchen, jedoch sollen die Einzelergebnisse aus den 3 untersuchten Intervallen, dem VI., VII. und VIII., hier noch wiedergegeben werden (Tabelle 8). Sie zeigen ebenso wie die Amylaseversuche, ja, noch einheitlicher, das Minimum der Wirksamkeit am Ende des VII. Intervalles.

Zusammenfassend läßt sich also für die *Amylase* wie für die *Phosphatase* sagen, daß ihre *Aktivität* im 9:15stündigen Beleuchtungsrhythmus einen *klaren tagesrhythmischen Verlauf hat* mit dem *Minimum 3 Std vor Lichtbeginn* und dem *Maximum* (nur für die Amylase festgestellt) *12 Std später.*

b) Licht-Dunkelwechsel 1:23 Std. Im 9:15stündigen Rhythmus fiel das Maximum der Fermentaktivität zusammen mit dem Übergang der Hell- zur Dunkelperiode. Der Übergang vom Anstieg der Fermentaktivität zu ihrem Abfall könnte daher als direkte Antwort auf den Lichtwechsel gedeutet werden, wogegen allerdings der Beginn der Aktivitätszunahme bereits *vor* Lichtbeginn spricht. Zur weiteren Klärung wurden die Untersuchungen nun bei einem Rhythmus fortgesetzt, bei dem die Lichtzeit sehr kurz war, so daß, wenn ein korrelativer Zusammenhang zwischen Fermentwirksamkeit und Blattbewegung (vgl. Abb. 5) im Sinne des im 9:15-Stundenrhythmus ermittelten besteht, das Maximum der Wirksamkeit in die Dunkelphase fallen muß.

Die Abb. 6—8 zeigen das Resultat dieser Untersuchungen, die in diesem Rhythmus nur an der Phosphatasewirksamkeit durchgeführt wurden.

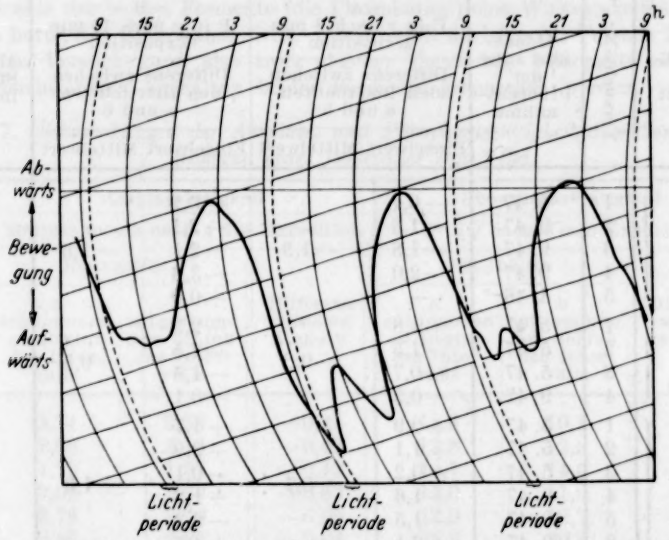


Abb. 5. Kurve der Blattbewegung im Licht-Dunkelwechsel 1:23 Std.

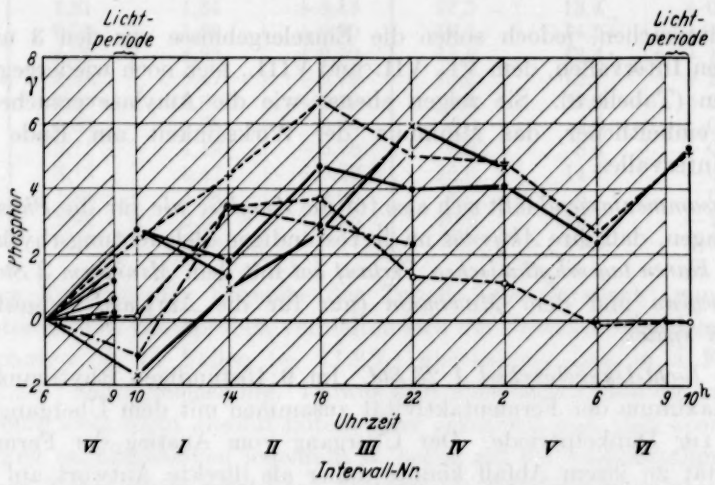


Abb. 6. Einzelwerte der Phosphatase-Aktivität im 1:23-Stundenrhythmus (8 min Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

Da sich nach PFEFFER (1907) die Schwingungsweite der *Phaseolus*blätter bei kurzen Lichtperioden vermindert, lag die Vermutung einer ebenfalls geringeren Amplitude der Fermentwirksamkeitskurve nahe, so daß auch die Differenzen innerhalb der Teilabschnitte sehr klein ausfallen würden. Aus diesem Grunde wurden für die Dauer eines Intervalls in diesem Rhythmus 4 statt 3 Std gewählt, so daß die gesamte 24stündige Periode in nur 6 Intervalle eingeteilt werden konnte, angefangen

nicht vom Beginn sondern vom Ende der Lichtzeit. Das letzte Intervall beginnt demnach genau wie im 9:15stündigen Rhythmus 3 Std vor Lichtbeginn, endet aber erst um 10 Uhr, d.h. mit dem Ende der Lichtperiode, im Gegensatz zum letzten Intervall der Versuche im 9:15stündigen Rhythmus.

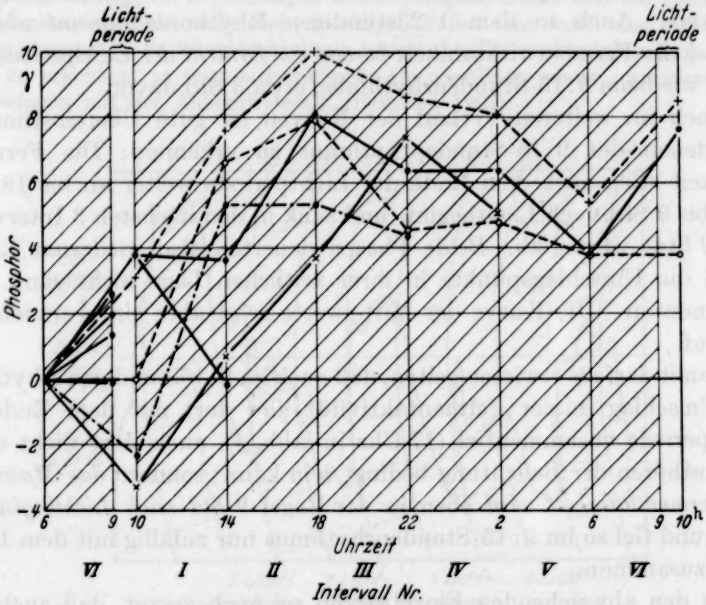


Abb. 7. Einzelwerte der Phosphatase-Aktivität im 1:23-Stundenrhythmus (15 min Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

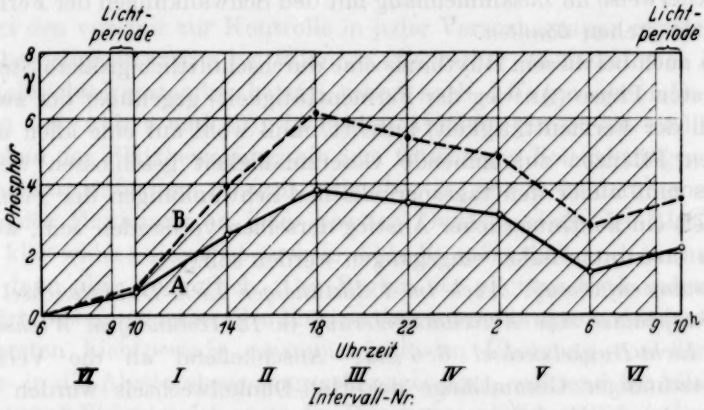


Abb. 8. Mittelwerte der Phosphatase-Aktivität im 1:23-Stundenrythmus (Dunkelzeit schraffiert). Expositionszeit bei A 8 min, bei B 15 min.

Wie besonders aus der Mittelwertsabbildung 8 ersichtlich ist, stieg die Phosphataseaktivität von der letzten Messung *während der Dunkelperiode* im Intervall VI an. Um zu erfahren, ob die in diesem Zeitabschnitt gefundene Steigerung nicht erst durch das Licht verursacht

wurde, wurden 4 weitere Versuche so angelegt, daß die a-Probe ebenfalls 3 Std vor, die b-Probe aber nicht nach 4, sondern schon nach 3 Std, also bei Lichtbeginn, entnommen wurde. Drei dieser Versuche ergaben gleichfalls eine Steigerung, das Resultat des vierten schwankte um den Nullwert. Auch in dem 1:23stündigen Rhythmus *beginnt also der Anstieg* der Fermentwirksamkeit *bereits vor Eintritt der Lichtperiode*, und zwar, wie beim 9:15-Stundenrhythmus, etwa 3 Std davor.

Auch im weiteren Verlauf der Kurven ist gute Übereinstimmung mit denen des 9:15-Stundenrhythmus zu erkennen: Die Fermenttätigkeit stieg nach dem Ende der Lichtperiode weiter an bis 18 Uhr, d.h. bis 9 Std nach Lichtbeginn und sank in den nächsten 3 Intervallen (= 12 Std) wieder ab. Beide Phasen dauerten also wiederum 12 Std, wobei die Umschlagspunkte in ihrer zeitlichen Lage nicht ganz übereinstimmten. Die Kurve der Mittelwerte zeigt aber einen eindeutigen Verlauf.

Damit darf als erwiesen gelten, daß auch im 9:15stündigen Rhythmus der Umschlag in der Fermentaktivität, der dort mit dem Ende der Lichtperiode zusammenfiel (17 Uhr in Abb. 4), auch dort nicht durch das Aufhören der Belichtung bedingt sein kann; sondern *das Maximum der Fermenttätigkeit wird* eben in der Regel *9 Std nach Lichtbeginn erreicht* und fiel so im 9:15-Stundenrhythmus nur zufällig mit dem Lichtende zusammen.

Zu den abweichenden Einzelwerten sei noch gesagt, daß auch hier die Blattbewegungskurve (Abb. 5) wieder Oszillationen zeigte, die möglicherweise im Zusammenhang mit den Schwankungen der Fermentaktivität stehen *könnten*.

Da auch bei diesem Rhythmus eine durchschnittlich größere Steilheit der ersten Phase (Anstieg der Fermenttätigkeit) gegenüber der zweiten (Abfall der Fermenttätigkeit) auftritt, muß wohl auf eine allen untersuchten Pflanzen zukommende Gesetzmäßigkeit geschlossen werden, d.h. es muß außer den tagesperiodischen Schwankungen der Fermenttätigkeit ein kontinuierlicher Anstieg derselben vorhanden sein, worauf jedoch erst unten näher eingegangen werden soll.

Zusammenfassung. Auch im 1:23stündigen Licht-Dunkelwechsel zeigt die Phosphatase eine Aktivitätsänderung in 12:12stündigem Wechsel.

c) Licht-Dunkelwechsel 6:6 Std. Anschließend an die Versuche mit 24stündiger Gesamtlänge des Hell-Dunkelwechsels wurden noch Untersuchungen in kürzerer Gesamtzykluslänge gemacht, und zwar im regelmäßigen Wechsel von 6 Std Licht und 6 Std Dunkelheit.

Solche Rhythmen sind wiederholt an den Blattbewegungen der verschiedensten Pflanzen untersucht worden (z. B. PFEFFER 1907, 1912, 1915, BÜNNING 1937, FLÜGEL 1949), und auch aus ihrem jeweiligen Verhalten ist auf das Vorhandensein einer endogenen Rhythmik bei einigen (PFEFFER 1915) oder bei fast allen untersuchten schlaftätigen Pflanzen (BÜNNING 1932) geschlossen worden. Die Blätter

folgen einem kürzeren als 24stündigen Rhythmus nicht beliebig sondern nur bis zu einer für die einzelnen Arten verschiedenen unteren Grenze. *Albizzia lophanta* folgt z. B. noch einem 2:2stündigen Beleuchtungswechsel (PFEFFER 1915), während *Phaseolus* andererseits nur noch mit einem 9:9stündigen Wechsel vollkommen mitzugehen vermag; im 6:6stündigen Beleuchtungsrhythmus sind die *Phaseolus*-Bewegungskurven nicht einheitlich; in einigen Fällen tritt dabei eine mehr oder weniger ausgeprägte 24-Stundenrhythmik hervor; häufig ist aber kaum noch etwas davon zu erkennen, es zeigt sich vielmehr ein allerdings relativ unregelmäßiges Mitschwingen mit der Außenrhythmik (PFEFFER 1907).

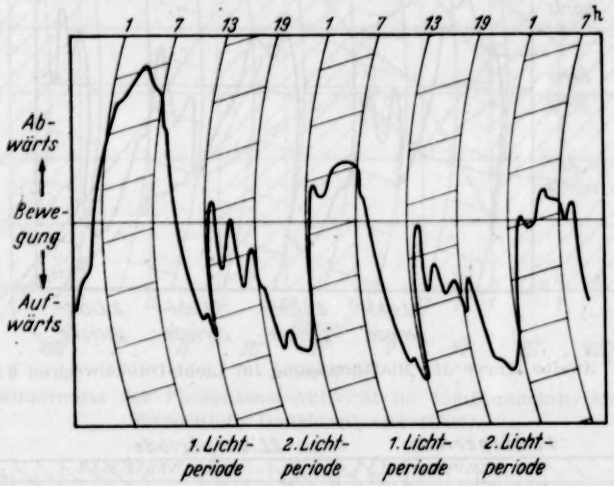


Abb. 9. Erste Kurve der Blattbewegung im Licht-Dunkelwechsel 6:6 Std.

Bei den von mir zur Kontrolle in jeder Versuchsgruppe registrierten Blattbewegungen traten bei Pflanzen, die vorher im natürlichen Licht-Dunkelwechsel gestanden hatten, schon nach 2 Tagen ebenfalls beide Typen auf (Abb. 9 und 10). In beiden Abbildungen ist ein eindeutiges Mitgehen der Blattbewegung mit dem 6stündigen Beleuchtungswechsel vorhanden; außerdem spiegelt sich aber in Abb. 9 in der besonderen Höhe des Maximums in jeder zweiten Dunkelperiode der 24stündige noch klar wider; dieser ist auch in Abb. 10 anfänglich noch vorhanden, wird dann aber undeutlich. Der Beginn der photonastisch induzierten Abwärtsbewegung ist in allen Kurven durch den abrupten, mit dem Ende der ersten Lichtperiode zusammenfallenden Übergang von der Aufwärts- in die Abwärtsbewegung gekennzeichnet, während der allerdings um etwa 8 Std (das ist etwa die Dauer der photonastisch induzierten Schwingung) verschobene eigentliche Beginn der Abwärtsbewegung bereits 1—2 Std vor dem Ende der zweiten Lichtperiode liegt.

Die Fermentreaktion im 6:6stündigen Licht-Dunkelwechsel zeigen die Abb. 11—13. Die Schwingungsperiode wurde wie im 9:15-Stundenrhythmus in 8 Intervalle von je 3 Std aufgeteilt, angefangen

mit dem Beginn der ersten Lichtperiode. Zunächst setzte die erste Phase, also der *Anstieg der Fermenttätigkeit, genau wie in den beiden vorangegangenen 24-Stundenrhythmen, 3 Std vor Lichtbeginn* ein, und

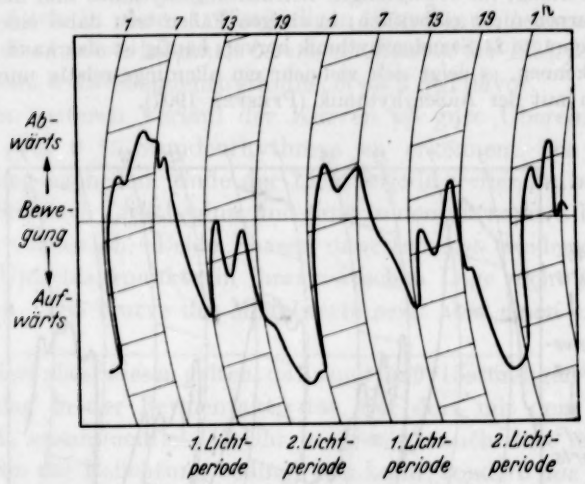


Abb. 10. Zweite Kurve der Blattbewegung im Licht-Dunkelwechsel 6:6 Std.

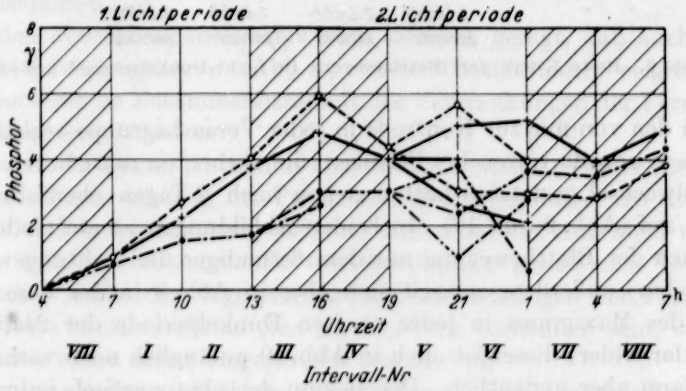


Abb. 11. Einzelwerte der Phosphatase-Aktivität im 6:6-Stundenrhythmus (8 min Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

genau wie in diesen endete sie am Ende des III. Intervalles, d.h. nach 12 Std. Der für die Blattbewegung kritische Punkt am Ende des II. Intervalles (Beginn der ersten Dunkelperiode) erwies sich also ohne Einfluß auf die Fermenttätigkeit. Das IV. Intervall brachte dann — wieder ganz den bisherigen Erfahrungen entsprechend — den Übergang in die zweite Phase (Abfall der Fermentwirksamkeit). In ihr traten nun aber — und zwar innerhalb der zweiten Lichtperiode — gehäuft

Unregelmäßigkeiten in der Fermentwirksamkeit auf (Abb. 11 und 12), so daß in den beiden Abschnitten V und VI der Durchschnittswert nur noch unbedeutend absank. Im VII. Intervall waren die Schwankungen der Einzelwerte dann sehr viel geringer (schwacher Abfall oder

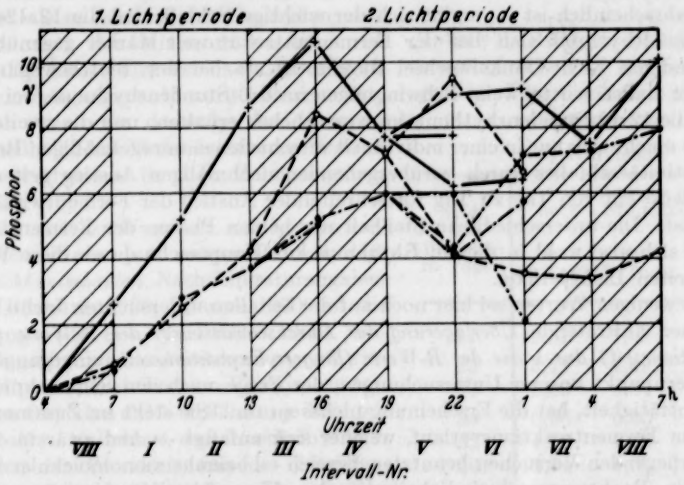


Abb. 12. Einzelwerte der Phosphatase-Aktivität im 6:6-Stundenrhythmus (15 min Exposition; Dunkelzeit schraffiert).

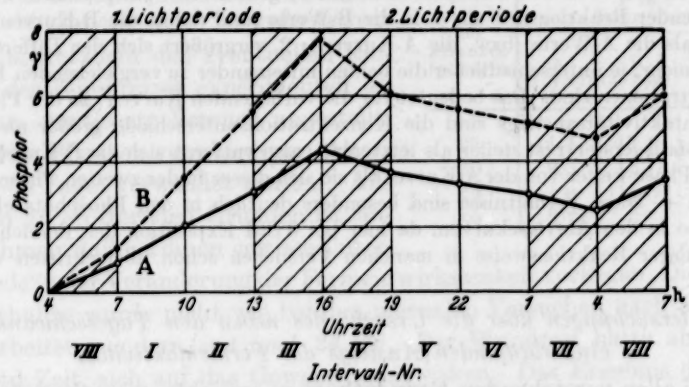


Abb. 13. Mittelwerte der Phosphatase-Aktivität im 6:6-Stundenrhythmus (Dunkelzeit schraffiert). Expositionszeit bei A 8 min, bei B 15 min.

horizontaler Verlauf), um sich, wie schon gesagt, im VIII. Intervall nach aufwärts zu richten, so daß also schließlich *auch die zweite Phase (Abfall der Fermenttätigkeit)* 12 Std dauerte und so *den bei den ersten Rhythmen gemachten Erfahrungen entspricht.*

Die starken Schwankungen der Fermentaktivität in der zweiten Lichtperiode (19—1 Uhr) mögen darauf beruhen, daß der absteigenden Tendenz der endogenen 12:12stündigen Rhythmik, die in Abb. 4 und 8 einen Abfall zwischen 17 und 5 Uhr bzw. 18 und 6 Uhr bewirkte, hier die zweite Belichtung von 19—1 Uhr störend

entgegenwirkte und so zu zahlreichen kleinen gegenläufigen Reaktionen führte, ohne die Durchschnittstendenz des Abfalls dadurch im übrigen völlig aufzuheben. Auch die Blattbewegungen erwiesen sich als gestört (Abb. 10); und zwar war die Reaktion der Blattbewegung auf die Abkürzung des Licht-Dunkelwechsels sehr wesentlich stärker als die der Fermentaktivität. Falls hier nicht doch durch die starke Streuung Zufallsmittelwerte zustande gekommen sind — was aber kaum sehr wahrscheinlich ist — ergibt sich der wichtige Schluß, daß die 12:12stündige endogene Rhythmik sich bei der Fermentaktivität weit stärker gegenüber dem 6:6stündigen Licht-Dunkelwechsel durchsetzt als bei der Blattbewegung. Bei letzterer finden wir teilweise Schwingungen im 6:6-Stundenrhythmus, bei ersterer bleibt die 12:12-Stundenrhythmik im wesentlichen erhalten, und die zweite Lichtperiode macht sich nur in einer individuell verschiedenen unregelmäßigen Bremsung des Aktivitätsabfalles durch vorübergehenden nochmaligen Anstieg geltend. Dadurch wird ein von Tag zu Tag fortschreitender Anstieg der Fermentwirksamkeit ausgelöst. Die unterschiedliche Steilheit der beiden Phasen der Fermenttätigkeit erklärt sich also wohl in diesem Rhythmus zur Hauptsache durch diese Wirkung der zweiten Lichtperiode.

Mit wenigen Worten sei hier noch auf die bei allen untersuchten Licht-Dunkelrhythmen auftretende *Überlagerung der Durchschnittskurve der A-Werte (kürzere Expositionszeit) durch die der B-Werte (längere Expositionszeit)* eingegangen. Mit dem Kernpunkt unserer Untersuchungen, der Frage nach den Schwankungen der Fermenttätigkeit, hat die Erscheinung nichts zu tun. Sie steht im Zusammenhang mit dem Fermentreaktionsverlauf, welcher sich anfangs — und zwar in dem bei den vorliegenden Versuchen benutzten Bereich — beinahe monomolekular verhält, d. h. die Reaktionsgeschwindigkeit ist der Enzymkonzentration proportional. Daher nimmt 1. die Differenz der in 2 Ansätzen mit verschiedenen Enzymkonzentrationen (also von den Blattproben a und b) gebildeten Spaltprodukte mit fortschreitender Reaktionszeit zu, d. h. die B-Werte (und damit die B-Kurven) liegen höher als die A-Werte (bzw. die A-Kurven); 2. vergrößert sich der Differenzwert um so mehr, je unterschiedlicher die beiden miteinander zu vergleichenden Enzyme konzentrationen sind. Das bedeutet für die vorliegenden Kurven: In der Phase de- Fermentaktivitätsanstiegs sind die Konzentrationsunterschiede größer als in des des -abfalls (ersterer ist steiler als letzterer!); also entfernt sich die B-Kurve in der ersten Phase weiter von der A-Kurve, als sie sich dieser in der zweiten Phase wieder nähert. — Diese Verhältnisse sind besonders deutlich in den Phosphatasekurven, nicht so in den Amylasekurven, da hier bei 6 Std Exposition der Bereich monomolekularer Reaktionsweise in manchen Versuchen schon überschritten war.

3. Untersuchungen über die Ursache des neben den Tagesschwankungen einherlaufenden Anstiegs der Fermentaktivität.

Bei allen vorstehenden Fermentkurven erreichte, wie schon erwähnt, der Wert nach 24 Std niemals mehr die gleiche Tiefenlage wie der Ausgangswert, sondern lag stets höher.

Zunächst wurde daran gedacht, diese Verschiebung auf einen durch die Blatthalbierung bedingten *Wundreiz* zurückzuführen, wie COMBES (1928) es aus einem ähnlichen Anlaß versucht hat.

Die Blätter wurden ja zur Untersuchung halbiert, wobei die zuerst weggeschnittene Hälfte (a) sofort verarbeitet wurde, die zweite aber noch 3, in einigen Fällen sogar 4 Std an der Pflanze blieb. Wenn während dieser Zeit der Wundreiz wirksam wird und sich in einer Steigerung der Fermentaktivität äußert (vgl. dazu z. B.

Börger 1930), so müssen die Fermentaktivitätswerte der zweiten Hälfte dadurch natürlich zusätzlich erhöht werden. Dadurch muß aber der gesamte aufsteigende Ast der Kurven eine größere Steilheit bekommen, als den natürlichen Verhältnissen entspricht, das Maximum der Kurve muß also entsprechend überhöht werden. Andererseits wird im absteigenden Ast der Kurven durch diese Überhöhung der Werte eine Bremsung des Abfalls eintreten müssen, der Kurvenverlauf muß flacher werden, als es dem inneren Geschehen entspricht, und das Minimum erscheint zu hoch. Die Kurve wird also nach 24 Std nicht zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehren. Tatsächlich war eine derartige Änderung in der Steilheit des Verlaufs unserer Kurven immer vorhanden (s. z. B. Zahlenangaben S. 255).

Wie weit der Wundreiz sich bei den vorstehenden Messungen ausgewirkt hat, läßt sich nicht entscheiden. Nach Literaturangaben (z. B. Bünning 1926, Börger 1930) ist die Wirkungsweite des Wundreizes nicht sonderlich groß und die Ausdehnungsgeschwindigkeit gering (bei den von Bünning untersuchten Objekten 0,17—0,33 mm je Minute). Die *Wahrscheinlichkeit*, daß innerhalb einiger Stunden der Wundreiz von der entgegengesetzten Seite der Mittelrippe her sich über die gesamte Fläche der halben Blattspreite (etwa 60 cm²) auf die Fermenttätigkeit ausgewirkt hatte, ist daher nur *äußerst gering*.

Tabelle 9. *Amylase- und Phosphatasetätigkeit an 2 aufeinanderfolgenden Tagen zur Zeit des Aktivitätsmaximums.*

a) Amylase.

Alter der Pflanzen in Tagen	Maltose in mg nach 4 Std Exposition		
	a (1. Tag)	b (2. Tag)	Differenz zwischen a und b
17	2,51	1,89	—0,62
23	3,71	4,49	+0,78
30	2,89	3,87	+0,98
38	0,85	0,85	0,00
52	1,66	1,66	0,00
59	1,54	1,54	0,00

b) Phosphatase.

Alter der Pflanzen in Tagen	P in γ nach 8 min Exposition		
	a (1. Tag)	b (2. Tag)	Differenz zwischen a und b
25	11,4	13,4	+2,3
30	9,3	12,1	+2,8
52	4,0	4,0	0,0
59	3,7	3,7	0,0

Um trotzdem den eventuellen Einfluß des Wundreizes experimentell zu prüfen, wurde ein Versuch angestellt, bei dem Pflanzen verschiedenen Alters (17—59 Tage) verwendet wurden. Aus unten zu erörternden Gründen ist anzunehmen, daß bei ihnen gewisse Unterschiede in der Veränderung der Fermentwirksamkeit vorliegen. Die zweite Blatthälfte wurde nicht wie bei den normalen Versuchen nach 3—4 Std verarbeitet, sondern *erst nach 24 Std*. Der Wundreiz hatte also volle 24 Std Zeit, sich auf das Gewebe auszuwirken. Das Ergebnis der Versuche enthält Tabelle 9. Bei der jüngsten Pflanze war in der Blatthälfte b die Fermentaktivität vermindert, bei den Pflanzen mittleren Alters erhöht, und bei den ältesten war sie unverändert. *Wäre der Wundreiz von Einfluß, so hätte er auf alle Blätter gleichsinnig wirken müssen.*

Die Änderungen in der Fermentaktivität lassen sich aber auch noch auf andere Weise verstehen. Von tierischen wie von pflanzlichen Geweben ist bekannt, daß sie in der Jugend, also zur Zeit intensivsten Wachstums, stärkere Fermentwirksamkeit aufweisen als im Alter.

So erfolgt bei Keimpflanzen zunächst ein starker Anstieg der Fermentaktivität, z. B. bei Getreidepflanzen bis zum 8. Tage nach Beginn der Keimung (OPARIN und BACH 1922, SJÖBERG 1922 I, BACH, OPARIN und WÄHNER 1927, NORDH und OHLSSON 1932, OHLSSON und UDDENBERG 1933 und OHLSSON und EDFELDT 1933), und bei der kanadischen Wunderbohne fanden IGNATIEFF und WASTENEYS (1936) in den Primärblättern ein erstes Maximum der Phosphatasetätigkeit etwa am 15. Tag nach dem Pflanzen der Bohne und nach vorübergehendem Absinken ein zweites Maximum am 27. Tag.

Eine derartige Zunahme der Fermenttätigkeit konnte daher auch bei den in den vorstehenden Versuchen benutzten Pflanzen angenommen werden, so daß damit dann die Überhöhung der Werte gut erklärt wäre. Trotzdem schien die *Wahrscheinlichkeit dafür gering*, da SJÖBERG (1922 I) festgestellt hat, daß das Maximum der Amylasewirksamkeit bei *Phaseolus multiflorus* bereits am 13. Tage erreicht wird, um dann zu einem schließlich konstant werdenden Wert abzusinken: Die zu den vorstehenden Versuchen benutzten Pflanzen waren aber alle älter, die Fermenttätigkeit muß bei ihnen also schon in Abnahme begriffen gewesen sein. Wenn die methodisch wohl einwandfreien Versuche SJÖBERGS die wahren Verhältnisse wiedergeben, wären demnach Entwicklungsvorgänge für den unerwarteten Kurvenverlauf auszuschließen, die Tageskurven müßten vielmehr umgekehrt in ihrer ersten Phase (Anstieg der Fermenttätigkeit) eine gegenüber der zweiten Phase (Abfall der Fermenttätigkeit) geringere Steilheit aufweisen, denn die Untersuchungen fanden gerade in dem Alter der Versuchspflanzen statt, in dem die Fermentaktivität nach SJÖBERG absinken muß. Nun besteht aber ein *Unterschied in der Vorbehandlung* der in den vorstehenden Untersuchungen benutzten Pflanzen und den SJÖBERGschen. Während nämlich letztere intakt waren, wurde bei den eigenen Versuchspflanzen das *Epikotyl dekapitiert*. Die *Primärblätter wuchsen daher noch längere Zeit weiter*, und es ist durchaus möglich, daß dadurch auch die Fermentaktivität sich noch eine Zeitlang weiter steigerte.

Aus diesen Erwägungen heraus wurden Versuchsgruppen aufgestellt: a) *mit nichtdekapitierten* und b) *mit dekapitierten Pflanzen*, und zwar geschah die Entfernung des *Epikotyls* etwa 14—16 Tage nach der Aussaat, die der *ersten Achselsprosse* etwa 8 Tage später. In den untersuchten Altersstufen kamen immer je 9 ganze Primärblätter von 9 gleich entwickelten Pflanzen auf einmal zur Untersuchung, wobei die Blätter gesondert entnommen und von den daraus hergestellten Trockenpräparaten gewichtsmäßig gleich große Anteile für den Sammelansatz benutzt wurden. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in den Abb. 14 und 15 graphisch dargestellt. Während die *Fermentaktivität* in den nichtdekapitierten Pflanzen *mit zunehmendem Alter absank*, bei der Amylase mehr als bei der Phosphatase, kam die *durch die Dekapitation* hervorgerufene Regeneration tatsächlich in einem *erneuten Anstieg* der Fermentwirksamkeit nach vorübergehendem Absinken zum Ausdruck[1]. Ganz regelmäßig scheint das nicht immer zu verlaufen, aber in den Grundzügen sind die Verhältnisse damit geklärt.

Die Fermentaktivität nimmt also in den Primärblättern während der Versuche *infolge der Dekapitation ständig zu*, so daß der aufsteigende

[1] Diese Ergebnisse werden auch durch die in Tabelle 9 mitgeteilten Versuche bestätigt.

Kurventeil dadurch steiler und etwas überhöht, der absteigende aber etwas abgeflacht wird, und der tiefste Punkt am Ende eines Tagesganges also höher liegen muß als derjenige am Anfang. Der Verlauf mehrerer aufeinanderfolgender Tageskurven muß daher bei den Versuchspflanzen dem in Abb. 16 wiedergegebenen Schema entsprechen.

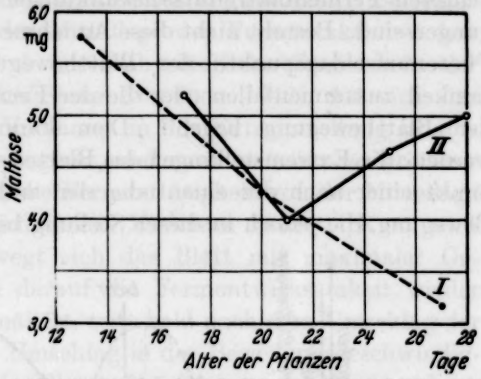


Abb. 14. Amylasetätigkeit in den Primärblättern im Verlauf der Entwicklung bei nichtdekapitierten (I) und dekapitierten (II) Pflanzen.

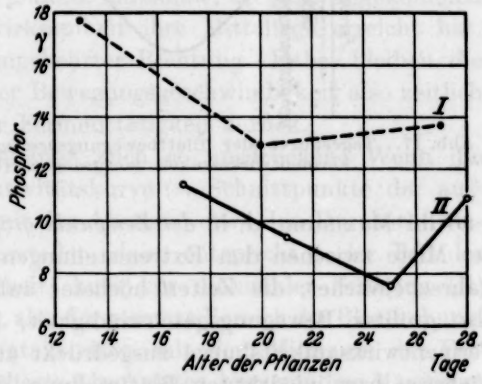


Abb. 15. Phosphatase-Tätigkeit in den Primärblättern im Verlauf der Entwicklung bei nichtdekapitierten (I) und dekapitierten (II) Pflanzen.

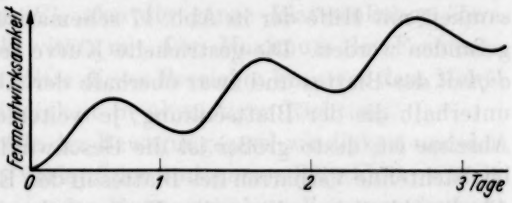


Abb. 16. Der Verlauf der Tageskurven der Fermenttätigkeit an 3 aufeinanderfolgenden Tagen (Schema).

Besprechung der Hauptergebnisse.

Die Fermenttätigkeit in den Blättern weist also eine endogene Rhythmik auf, die zu einem Maximum der Aktivität 9 Std nach Lichtbeginn führt. Sie verläuft also im wesentlichen wie die Blattbewegung, wobei jedoch die *zeitliche Lage der Extrempunkte der Blattbewegungskurve und der Fermentaktivitätskurve sich nicht decken.* Während nämlich (Bünning 1937, 1944 I, Flügel 1949) die Blätter von *Phaseolus multiflorus* ihre extreme Tagstellung durchschnittlich 3—6 Std, die extreme Nachtstellung $17^1/_2$—18 Std nach Lichtbeginn erreichen, ist dies bei den Extrempunkten der Fermentwirksamkeit im Durchschnitt jeweils erst nach 9 bzw. 21 Std der Fall. Die beiden Phasen der Blattbewegung decken sich also nicht genau mit den beiden Phasen der Fermenttätigkeit, sondern *der Übergang aus der einen in die andere Phase der Blattbewegung hat sich bereits vollzogen, bevor sich die Richtung der Fermentwirksamkeit geändert hat.*

Bei diesem Sachverhalt erhebt sich nun die Frage, ob trotzdem die BÜNNINGsche These aufrecht erhalten werden kann, nach der die beobachteten Fermentaktivitätsschwankungen die Ursache der Blattbewegungen sind. Besteht nicht diese Annahme nur dann zu Recht, wenn die Phasenumschlagspunkte der Blattbewegung und der Fermentwirksamkeit zusammenfallen oder die der Fermenttätigkeit kurz *vor* denen der Blattbewegung liegen? Dem kann folgendes entgegengestellt werden: die Extremstellungen des Blattes sind in jedem Falle der Endpunkt einer nach der einen oder der anderen Richtung verlaufenden Bewegung, die jedoch in dieser Stellung bereits zur Ruhe kommt, wäh-

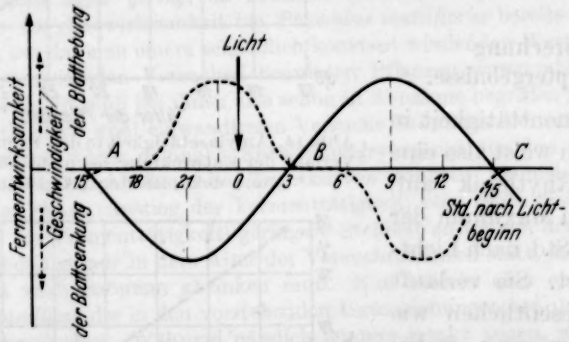


Abb. 17. Tageskurve der Blattbewegungs*geschwindigkeit* (gestrichelt) und der Fermentwirksamkeit (ausgezogen) (beide schematisch).

rend ihr Maximum, d. h. *der Zeitpunkt größter Geschwindigkeit*, etwa in der Mitte zwischen den Extremstellungen liegt. Es ist nun sehr viel wahrscheinlicher, die Zeiten höchster äußerer Aktivität des Blattes, also größter Bewegungsgeschwindigkeit, in den Extrempunkten der Fermentwirksamkeitskurve ausgedrückt zu finden, als die Zeiten der höchsten bzw. niedrigsten Blattstellung, die nur das Endresultat der Bewegungsgeschwindigkeit darstellen. In diesem Sinne kann tatsächlich ein Zusammenhang zwischen der Blattbewegung und der Fermentwirksamkeit mit Hilfe der in Abb. 17 schematisch wiedergegebenen Kurven gefunden werden. Die gestrichelte Kurve zeigt die Bewegungs*geschwindigkeit* des Blattes und zwar oberhalb der Abszisse die der Blatthebung, unterhalb die der Blattsenkung; je weiter entfernt die Kurve von der Abszisse ist, desto größer ist die Geschwindigkeit. Das nicht selten zu beobachtende Verharren des Blattes in den Extremstellungen wird durch die der Abszisse anliegenden Kurventeile ausgedrückt; dabei kann die durch das Pendeln um die Extremlage hervorgerufene Bewegungstätigkeit in diesem Zusammenhang vernachlässigt werden. Die ausgezogene, die Fermentwirksamkeit darstellende Kurve wird von der Abszisse in den Wendepunkten zwischen niedrigerer und höherer Aktivität geschnitten. Zur Zeit der tiefsten Blattstellung (bei A) ist die Ferment-

tätigkeit zunächst von mittlerer Stärke, gewissermaßen in einer Gleichgewichtslage zwischen hoher und niederer Aktivität, entfernt sich aber sogleich wieder von ihr in Richtung niederer Wirksamkeit. Bei einer bestimmten Entfernung von der Mittellage der Fermentaktivität hat sich nun wahrscheinlich der chemisch-physikalische Zustand in der Zelle derart verändert (etwa im Sinne BÜNNINGS 1942), daß sich das Blatt nach vorübergehendem Verharren in der Extremstellung in aufwärtiger Richtung zu bewegen beginnt, und zwar mit um so größerer Geschwindigkeit, je weiter sich die Fermenttätigkeit von der Mittellage entfernt bzw. je mehr sie sich ihrem Minimum nähert. Kurz *nach* Erreichen des Minimums bewegt sich das Blatt mit maximaler Geschwindigkeit. Während sich darauf die Fermentwirksamkeit wieder dem Bereich mittlerer Stärke nähert, tritt bald nach dem Umschlag der Fermentwirksamkeit auch ein Umschlag in der Bewegungsgeschwindigkeit ein: die Geschwindigkeit der Blattaufwärtsbewegung nimmt nahezu proportional der Zunahme der Fermenttätigkeit *ab*, um wiederum dann gegen Null zu gehen, bzw. am Punkte maximaler Hebung angekommen zu sein, wenn die Fermentwirksamkeit ihre Mittellage erreicht hat. Hierauf erfolgt dasselbe in umgekehrter Richtung. Dabei bleiben die Extrem- und Wendepunkte der Bewegungsgeschwindigkeit also zeitlich immer etwas hinter denen der Fermenttätigkeit zurück.

Man kann die Zusammenhänge auch so ausdrücken: Wenn die Wendepunkte der Fermentaktivitätskurve (= Schnittpunkte der ausgezogenen Kurve in Abb. 17 mit der Abszisse) etwa den Durchschnittswert der Fermenttätigkeit darstellen, dann entspricht 1. der Teil der Blattbewegungskurve (gestrichelt) kurz vor maximaler Senkung (*A*) bis zur maximalen Hebung (*B*), also der gesamte Bereich der Blatthebung, *unter*durchschnittlicher Fermentaktivität, mit dem Minimum der Fermentwirksamkeit in der Mitte dieses Abschnittes, kurz vor dem Maximum der Bewegungsgeschwindigkeit in aufwärtiger Richtung; und 2. entspricht dann der Teil der Bewegung von der maximalen Hebung (*B*) bis zur maximalen Senkung (*C*), also die ganze Blattsenkung, *über*durchschnittlicher Fermentaktivität, mit dem Maximum der Fermentwirksamkeit wiederum in der Mitte dieses Bereiches kurz vor dem Maximum der Bewegungsgeschwindigkeit in abwärtiger Richtung.

Man kann also aus der Größe der Bewegungsgeschwindigkeit und der Richtung der Bewegung den Verlauf der endogenen Rhythmik, soweit diese sich in den Veränderungen der Fermentwirksamkeit manifestiert, ableiten.

Das gilt allerdings nur für Hell-Dunkelrhythmen von insgesamt 24 Std Länge, nicht hingegen für den 6:6-Stundenrhythmus.

Der bei den normalen Rhythmen festgestellte Zusammenhang ist hier nur noch andeutungsweise erkennbar. Während die Fermentkurve im 12:12-Stundenrhythmus schwingt, wobei die Extrempunkte der Kurve nur von der ersten der

beiden innerhalb 24 Std einsetzenden Belichtungen bestimmt werden, verläuft die Blattbewegung viel verwickelter. Das Maximum der 24stündigen endogenen Hauptschwingung weist als Resultante aus den beiden Lichtbeginnen eine Verzögerung von 3 Std auf, so daß zwar der Hauptteil der Blatthebung in den Bereich unterdurchschnittlicher Fermentwirksamkeit fällt, jedoch deren Minimum nicht, wie normal, etwa 2 sondern etwa 5 Std vor dem Maximum der Bewegungsgeschwindigkeit liegt und der letzte Teil der Aufwärtsbewegung (also etwa 3 Std) sich bereits jenseits des Wendepunktes zu überdurchschnittlicher Fermentwirksamkeit befindet. Zu der Hauptschwingung kommt bei der Blattbewegung nun noch die Nebenschwingung in der 6stündigen Dunkelperiode zwischen den beiden Belichtungen (vgl. Abb. 9), bei der die Abweichung vom normalen Zusammenhang zwischen Blattbewegung und Fermentaktivität noch größer ist. Offenbar kommt diese „Zwischenschwingung" des Blattes rein photonastisch ohne die endogene Rhythmik zustande, die ihrerseits sich auch gegen den 6:6stündigen Licht-Dunkelwechsel durchsetzt.

Während also aus dem Kurvenverlauf der Blattbewegung im normalen 24-Stundenrhythmus mit großer Wahrscheinlichkeit die Lage der endogenen Rhythmik im Sinne der Abb. 17 erschlossen werden kann, ist dies bei dem untersuchten Kurzrhythmus nicht möglich.

Der Kurzrhythmus scheint sich außerdem noch darin vom 24-Stundenrhythmus zu unterscheiden — wobei hier nur der auf Phosphatase hin untersuchte 1:23-Stundenrhythmus berücksichtigt werden kann —, daß die täglichen Schwankungen der Phosphatasetätigkeit trotz des größeren Lichtgenusses (im 6:6-Stundenrhythmus) durchschnittlich schwächer sind als im 1:23-Stundenrhythmus. Während dieses in den Durchschnittskurven zufolge einiger gegenläufiger Einzelwerte in dem 24-Stundenrhythmus nicht zum Ausdruck kommt, zeigt es sich im Durchschnittswert aller in Richtung des Kurvenverlaufes weisenden Werte, welcher — unabhängig von der Intervallänge — die durchschnittliche Steilheit der beiden Phasen der Fermentwirksamkeit angibt. Er ist beim 1:23-Stundenrhythmus größer als beim 6:6-Stundenrhythmus, nämlich $\pm$ 1,7 γ P gegenüber $\pm$ 1,0 γ P. Danach scheint es, daß die von SYSSAKYAN, KOBYAKOVA und VASILIEVA (1945) bei normalen 24-Stundenrhythmen gefundene Abhängigkeit der Amplitude tagesrhythmischer Fermentaktivitätsschwankungen von der Länge der Lichtperiode nur solange gilt, als Innen- und Außenrhythmik zusammenstimmen.

Der genauen Kenntnis des Verlaufes der Fermentwirksamkeit kommt schon deshalb eine besondere Bedeutung zu, weil sie von Wichtigkeit für BÜNNINGs (1937, 1944 I, 1944 II, 1946) Blühtheorie ist. Die sich in den Blattbewegungen äußerlich widerspiegelnde innere Rhythmik besteht nach ihm bekanntlich aus einer „photophilen", durch die Blatthebung gekennzeichneten Phase, in der das Licht fördernd auf die Blütenbildung wirkt, und einer „skotophilen", aus der Blattsenkung ersichtlichen, in der ein die Blütenbildung hemmender Einfluß vom Licht ausgeht. Die photophile Phase umschließt weiter nach BÜNNING den Bereich „hoher synthetischer Leistungsfähigkeit", ihr Maximum, d. h. dasjenige der fördernden Wirkung des Lichtes, fällt mit dem Maximum der Bewegungsgeschwindigkeit zusammen, während die skotophile Phase „hohe hydrolytische Leistungsfähigkeit" aufweist, mit dem Maximum der Hemmwirkung des Lichtes wieder zur Zeit höchster Bewegungsgeschwindigkeit.

Wie die Ergebnisse der vorstehenden Versuche zeigen, stehen Blattsenkung und Fermentwirksamkeit mit geringen Abweichungen in der von BÜNNING (1944 II, 1946) angegebenen Beziehung zueinander, die Blatthebung dagegen nur dann, wenn aus geringer hydrolytischer auf hohe synthetische Fermenttätigkeit geschlossen werden kann. Es müßte dann auch durch das Minimum der Hydrolyse etwa der Zeitpunkt für das Maximum der Synthese bezeichnet sein. In der Arbeit von RUBIN und Mitarbeitern (1941) war das tatsächlich der Fall. Dagegen fanden SYSSAKYAN und KOBYAKOVA (1941 I) bei Weizen für die Saccharose neben *einem* Minimum der Hydrolyse *zwei* Maxima der Synthese, von denen keines dem gefundenen Minimum der Hydrolyse entspricht. Da RUBIN und Mitarbeiter für die Synthesetätigkeit eine schnelle Umstellung auf neue Beleuchtungsbedingungen bei einem Objekt nachweisen konnten, das sich in bezug auf seine Hydrolysetätigkeit sehr konservativ verhielt, so könnte dieses von ihnen nicht diskutierte unterschiedliche Verhalten unter Umständen bedeuten, daß zwar die Hydrolyse endogen bedingten Schwankungen unterworfen, also Ausdruck einer inneren Rhythmik war, die Synthese aber nicht. Nach allen bisherigen diesbezüglichen Untersuchungen (s. dazu BÜNNING 1944 II) scheint es jedenfalls, daß maximale Synthese- und maximale Hydrolysetätigkeit nicht in einem 12:12stündigen Wechsel miteinander stehen, sondern dem Synthesenmaximum in kürzerem (als 12stündigem) Abstand dasjenige der Hydrolyse folgt. Die Aufklärung dieser Frage bedarf, wie man sieht, weiterer Untersuchungen.

Im übrigen lagen, wie schon erwähnt, die Extrempunkte der Fermenttätigkeit zeitlich etwa 2 Std vor dem jeweiligen Maximum der Bewegungsgeschwindigkeit; auch fand der Übergang von über- zu unterdurchschnittlicher Fermenttätigkeit und umgekehrt bereits am Ende der Bewegung, also beim ersten Erreichen der Extremstellung des Blattes statt.

Da nun die Blattbewegungen typischer Kurztagspflanzen weitgehend mit denen von *Phaseolus multiflorus* übereinstimmen (vgl. BÜNNING 1944 I, II), so müßte die Lage der beiden Phasen der endogenen Rhythmik gemäß der BÜNNINGschen Definition *in bezug auf die Fermenttätigkeit* (wegen der oben erwähnten Verschiebung, nicht in bezug auf die Blattbewegung) die in Abb. 18 mit A bezeichnete sein; d. h. die skotophile Phase müßte sich von 9—21, die photophile von 21—9 Uhr erstrecken. Eine solche Lage läßt sich aber nicht mit den Blüherscheinungen bei Kurztagspflanzen in Einklang bringen, da dann der größte Teil der Lichtperiode eines blühfördernden Kurztages von z. B. 9 Std mit der skotophilen Phase zusammenfiele. Die BÜNNINGsche Definition der skoto- und der photophilen Phase kann also in der bisherigen Form nicht bestehen bleiben.

Die von BÜNNING (1944 II) aufgestellte Kurve für die endogene Rhythmik weicht auch offensichtlich etwas von dieser Definition ab, denn die zeitliche Begrenzung der beiden Phasen, wie BÜNNING sie dort wiedergibt (s. hierzu Abb. 18, endogene Rhythmik B, photophil 3—15, skotophil 15—3 Uhr), entspricht weder genau derjenigen von Blatthebung und -senkung bei Kurztagspflanzen (Abb. 18, Kurve der Blattbewegung I), wie sie in derselben Arbeit und 1944 I von BÜNNING angegeben wird, noch berücksichtigt sie in bezug auf die skotophile Phase den Bereich höchster Hydrolysetätigkeit, der ja in den oben zitierten Arbeiten

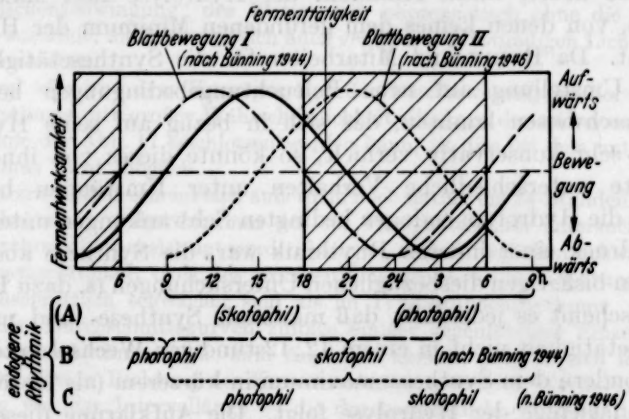


Abb. 18. Fermentwirksamkeit und Blattbewegung in ihrem Verhältnis zur Blühtheorie von BÜNNING.

und in den eigenen Untersuchungen für die Abendstunden nachgewiesen wurde, und der in der BÜNNINGschen Kurve mit dem Übergangsbereich von photo- zu skotophiler Phase zusammenfällt. Dagegen steht die Kurve in guter Übereinstimmung mit der vorstehend gefundenen Kurve der Fermenttätigkeit, allerdings derart, daß der photophilen Phase diejenige des Fermentaktivitätsanstiegs und der skotophilen die des Fermentaktivitätsabfalles entspricht[1]. In diesem Falle nimmt die skotophile Phase den größten Teil der Dunkelperiode, die photophile den größten Teil der Lichtperiode ein, so daß diese Darstellung sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Danach würde z. B. die skotophile Phase den Teil der Blattbewegung (Abb. 18, Kurve der Blattbewegung I) ausmachen, der zwischen maximaler Senkungs- und maximaler Hebungsgeschwindigkeit liegt (Abb. 17), und das Maximum der Hemmwirkung des Lichtes (= Maximum der skotophilen Phase) befände sich am Ende der Abwärtsbewegung. Nicht der *Grad* der Fermentwirksamkeit wäre also in diesem Falle das Charakteristische der jeweiligen Phase sondern

[1] Die BÜNNINGsche Kurve ist um 1 Std nach rechts verschoben, was jedoch für unsere Betrachtung unwesentlich ist und daher vernachlässigt werden kann.

die Richtung der Veränderung auf Zu- bzw. Abnahme der Fermentaktivität. Die maximale fördernde bzw. hemmende Wirkung des Lichtes in der Mitte des Fermentaktivitätsanstiegs bzw. -abfalls (wo beide Male ungefähr die gleiche Fermentwirksamkeit herrscht) wäre etwa daraus zu erklären, daß der Zustand der Zelle jeweils ein anderer sein muß, je nachdem, ob eine Periode niedriger oder eine hoher Fermentwirksamkeit vorausgegangen ist.

Nun ist aber von BÜNNING später (1946) eine zweite Kurve der endogenen Rhythmik aufgestellt worden (s. hierzu Abb. 18, endogene Rhythmik: C, photophil 9—21, skotophil 21—9 Uhr), der eine an *Nicotiana tabacum Maryland Mammut* (BÜNNING 1948) ermittelte Bewegungskurve zugrunde gelegt ist (Abb. 18, Kurve der Blattbewegung II), die von den bisher für Kurztagspflanzen gefundenen (Abb. 18, Kurve der Blattbewegung I, vgl. BÜNNING 1944 I, II) und ebenso von der von *Phaseolus multiflorus* erheblich abweicht. *Nicotiana tabacum Maryland Mammut* muß jedoch wohl als eine Ausnahme von der Regel angesehen werden, da die Pflanze sich unter Umständen auch wie eine Langtagspflanze verhält. Allerdings ist eine ähnliche Bewegungskurve für die Blütenbewegung der extremen Kurztagspflanze *Kalanchoë Blossfeldiana* beobachtet worden (HARDER 1949), wozu aber gesagt werden muß, daß mindestens vorläufig aus der Blütenbewegung keine Schlüsse in bezug auf die Lage der beiden Phasen der endogenen Rhythmik gezogen werden können.

Selbstverständlich müssen sich nun die Pflanzen der beiden verschiedenen Bewegungstypen (I und II der Abb. 18) auch in der zeitlichen Lage ihrer jeweiligen endogenen Rhythmik unterscheiden, weil ja diese in den Bewegungen der Blätter zum Ausdruck kommt. Daher kann diese neue Kurve der endogenen Rhythmik hier nur unter der Voraussetzung mit der bei *Phaseolus multiflorus* gefundenen Fermentaktivitätskurve verglichen werden, daß sie für Pflanzen vom Bewegungstyp der Kurve I in Abb. 18 Gültigkeit besitzen soll, wobei dann aber die von BÜNNING angegebene Beziehung zur Blattbewegung hinfällig und durch diejenige zur Bewegungskurve I (Abb. 18) zu ersetzen wäre. Dann müßte die Definition der beiden Phasen der endogenen Rhythmik allerdings das genaue Gegenteil der bisherigen sein; denn beim Vergleich der Fermentkurve vom Bewegungstyp I mit der von BÜNNING angegebenen Lage der beiden Phasen der endogenen Rhythmik (Abb. 18, C) zeigt sich, daß der Bereich „hoher hydrolytischer Leistungsfähigkeit" (auf die Fermentkurve bezogen: derjenige überdurchschnittlicher Fermentaktivität) dann mit der photophilen, statt mit der skotophilen Phase identisch wäre. Ferner würde die photophile Phase in der Bewegungskurve (Abb. 18, Kurve I) durch den Abschnitt vom Ende der Aufwärtsbewegung bis zum Ende der Abwärtsbewegung, also vor allem durch die *Ab*wärts- und nicht durch die *Auf*wärtsbewegung gekennzeichnet sein.

Auf Grund der in der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Ergebnisse ist es jedoch nicht möglich, über diese Fragen abschließend zu entscheiden. Sie stellen lediglich einen Beitrag zu ihrer Lösung dar. Auch können sie keine Entscheidung über die Gültigkeit der BÜNNINGschen Blühtheorie abgeben, jedoch stützen sie diese vielleicht am ehesten, sofern ihr die Kurve der endogenen Rhythmik von 1944 II zugrundegelegt wird (Abb. 18, endogene Rhythmik B), die auch eine Erklärung der Blütenbildung bei Lichtzeiten bis hinunter zu 1 Sek. (HARDER und GÜMMER 1949) zuließe. Danach würde sich das verschiedene Verhalten von Kurztagspflanzen in bezug auf die untere Grenze der für die Blütenbildung notwendigen Lichtzeit aus einem unterschiedlichen Schwellenwert für das zunächst immer in die photophile Phase fallende Licht erklären.

Nachtrag.

Während der Drucklegung dieser Arbeit ist eine Mitteilung von H. BEZLER und E. BÜNNING[1] erschienen. Danach soll die photophile Phase durch vermehrte Auxinabgabe aus den Blättern gekennzeichnet sein. Der auf diese Weise umrissene Bereich der photophilen Phase entspricht etwa der oben in Abb. 18 unter B angenommenen Lage der Phasen der endogenen Rhythmik. Daß übrigens Zusammenhänge zwischen Auxin und Blütenbildung bestehen, wird auch in einer inzwischen erschienenen Mitteilung von R. HARDER und H. VAN SENDEN[2] ausgesprochen.

Zusammenfassung.

1. Die Untersuchung der Fermentwirksamkeit (untersucht hauptsächlich an der Phosphatase, zum Teil auch der Amylase) in den Primärblättern dekapitierter Exemplare von *Phaseolus multiflorus* hat ergeben:

a) verschiedene Primärblätter, selbst diejenigen derselben Pflanze, weisen unterschiedliche Fermentaktivität auf;

b) bei unsymmetrischen Blättern besitzt die schwächer ausgebildete Hälfte geringere Fermentwirksamkeit;

c) der Gehalt aktiven Fermentes ist in der Blattbasis größer als in der Blattspitze. Während die Summe der Werte von Spitzen- und Basisteil derselben Blatthälfte für beide Hälften symmetrischer Blätter die gleiche war, war die Verteilung der Fermentwirksamkeit zwischen Spitze und Basis in jeder Blatthälfte eine andere.

---

[1] BEZLER, H., u. E. BÜNNING: Tagesschwankungen der Wuchsstoffabgabe aus Blättern von Kurz- und Langtagspflanzen. Naturw. **37**, 92 (1950).

[2] HARDER, R., u. H. VAN SENDEN: Antagonistische Wirkung von Wuchsstoff und „Blühhormon". Naturw. **36**, 348 (1949).

2. Tageskurven der Fermentwirksamkeit (gewonnen unter Benutzung der Hälften völlig symmetrischer Blätter) wurden in 3 verschiedenen Beleuchtungswechseln ermittelt:

a) Die im 9:15-Stunden-Hell-Dunkelwechsel gefundene Tageskurve hat ein Maximum 9 Std und ein Minimum 21 Std nach Lichtbeginn; sie besitzt also eine 12:12-Stundenrhythmik.

b) Im 1:23-Stunden-Hell-Dunkelwechsel ergab die Fermenttätigkeit denselben 12:12stündigen Aktivitätsrhythmus.

c) Auch im 6:6-Stunden-Hell-Dunkelwechsel stieg und sank die Fermentwirksamkeit in gleicher Weise. Während der zweiten 6stündigen Lichtperiode nahm die Fermenttätigkeit also ab, sie erfuhr durch die Belichtung aber eine vorübergehende Steigerung, deren Resultat eine tägliche Zunahme der Gesamtaktivität darstellt.

3. In den Tageskurven der Fermenttätigkeit war der Anstieg steiler als der Abfall, und die Leistung kehrte nach 24 Std nicht wieder ganz zum Ausgangspunkt zurück. Die Ursache dafür liegt in der Dekapitierung des Epikotyls und der Achselsprosse der Versuchspflanzen, wodurch in den darauffolgenden 2 Wochen ein erneuter Anstieg der Fermentaktivität hervorgerufen wird, während bei nicht dekapitierten Pflanzen nach dem bei der Keimung zunächst erfolgenden Anstieg die Fermenttätigkeit dauernd bis zu einem bald konstant werdenden Wert absinkt.

4. Beim Vergleich der Fermentkurven mit denen der Blattbewegung zeigte sich bei den 24stündigen Beleuchtungswechseln ein Zusammenhang zwischen der Fermentaktivität und der Bewegungsgeschwindigkeit. Beim 6:6-Stunden-Beleuchtungswechsel war dieser Zusammenhang durch den der Innenrhythmik nicht gleichgerichteten Außenreiz gestört; der photonastische Reiz überwog sogar zeitweise derart, daß eine der endogenen Rhythmik entgegengerichtete Blattbewegung zustande kam.

Die vorstehenden Untersuchungen wurden auf Anregung von Herrn Professor R. Harder unter Leitung von Herrn Professor H. J. Deuticke ausgeführt. Beiden Herren spreche ich für ihre Unterstützung meinen herzlichen Dank aus.

Literatur.

Bach, A., A. Oparin u. R. Wähner: Fermentgehalt von reifenden, ruhenden und keimenden Samen. Biochem. Z. **180**, 363 (1927). — Bamann, E., u. K. Myrbäck: Methoden der Fermentforschung. 1941. — Börger, H.: Wundperidermbildung von Kartoffeln unter dem Einfluß schwefliger Säure. Kl. Mitt. Ver. Wasser- usw. Hyg. E. V. **6**, 227 (1930). Zit. nach Ber. Biol. **16**, 14 (1931). — Brown, H. T., and G. H. Morris: A Contribution to the Chemistry and Physiology of Foliage Leaves. J. chem. Soc. Lond. **63**, 604 (1893). — Bünning, E.: Untersuchungen über die Koagulation des Protoplasmas bei Wundreizen. Bot. Arch. **14**, 138 (1926). — Untersuchungen über die autonomen tagesperiodischen Bewegungen der Primärblätter von *Phaseolus multiflorus*. Jb. Bot. **75**, 439 (1932). — Die Mechanik der tagesperiodischen Variationsbewegungen von *Phaseolus multiflorus*. Jb. Bot. **79**, 191 (1934). — Zur Kenntnis der endonomen Tagesrhythmik bei Insekten und bei

Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **53**, 594 (1935). — Die endogene Tagesrhythmik als Grundlage der photoperiodischen Reaktion. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, 590 (1937). — Untersuchungen über den physiologischen Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik bei Pflanzen. Z. Bot. **37**, 433 (1942). — Endogene Tagesrhythmik und Photoperiodismus bei Kurztagspflanzen. Biol. Zbl. **64**, 161 (1944I). — Die allgemeinen Grundlagen der photoperiodischen Empfindlichkeit. Flora (Jena) **138**, 93 (1944II). — Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der endogenen Tagesrhythmik bei den Pflanzen. Naturwiss. **33**, 271 (1946). — Weitere Versuche über die Beziehungen zwischen endogener Tagesrhythmik und Photoperiodismus. Z. Natursforsch. **3**b, 457 (1948). — COCKEFAIR, E. A.: The Rôle of Phosphorus in the Metabolism of Plants. Amer. J. Bot. **18**, 582 (1931). — COMBES, R.: Influence des traumatismes sur les migrations des substances chez les végétaux. C. r. Acad. Sci. Paris **187**, 993 (1928). Zit. nach Ber. Biol. **10**, 615 (1929). — DRAUTZ, R.: Über die Wirkung äußerer und innerer Faktoren auf die Kohlensäureassimilation. Jb. Bot. **82**, 171 (1935). — EULER, H. v., u. O. SVANBERG: Über die Charakterisierung von Amylaselösungen. Z. physiol. Chem. **112**, 193 (1920). — FISCHER, H., R. LAMBRECHT u. H. MITTENZWEI: Über Bacterio-Chlorophyll. Z. physiol. Chem. **253**, 1 (1938). — FLÜGEL, A.: Die Gesetzmäßigkeiten der endogenen Rhythmik. Planta (Berl.) **37**, 337 (1949). — GIRI, K. V.: Über Pflanzenphosphatasen. I. Die Phosphatase gekeimter Sojabohnen *(Glycine hispida)*. Z. physiol. Chem. **215**, 185 (1937). — HAGEDORN, H. C., u. B. N. JENSEN: Zur Mikrobestimmung des Blutzuckers mittels Ferricyanid. Bioch. Z. **135**, 46 (1923). — HANES, C. S.: The Breakdown and Synthesis of Starch by an Enzyme System from Pea Seeds. Proc. roy. Soc. Lond. B **128**, 421 (1940). Zit. nach Ber. Biol. **57**, 609 (1941). — HARDER, R.: Über die endogene Tagesrhythmik der Fermentaktivität, Guttation und Blütenbewegung bei *Kalanchoë Blossfeldiana* und *Phaseolus multiflorus*. Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. biol.-physiol.-chem. Abt. **1949**, Nr 1, 1. — HARDER, R., u. G. GÜMMER: Über die untere kritische Tageslänge bei der Kurztagspflanze *Kalanchoë Blossfeldiana*. Planta (Berl.) **35**, 88 (1947). — HASSID, W. Z., M. DOUDOROFF and H. A. BARKER: Enzymically Synthesised Crystalline Sucrose. J. amer. chem. Soc. **66**, 1416 (1944). Zit. nach JAMES. — HIBBARD, A. D.: Photoperiodism and Enzym Activity in the Soybean Plant. Univ. Miss. Agr. exper. Sta., Research Bull. **271** (1937). — IGNATIEFF, V., and H. WASTENAYS: Phosphatase Distribution in some Higher Plants. Biochemic. J. **30**, 1171 (1936). — JAMES, W. O.: The Respiration of Plants. Annual Rev. Biochem. **15**, 417 (1946). — LOHMANN, K., u. L. JENDRASSIK: Kolorimetrische Phosphorsäurebestimmungen im Muskelextrakt. Biochem. Z. **178**, 419 (1926). — MOROZOV, A. S.: Synthetic and Hydrolytic Action of Invertase at various Hours of the Day in *Bromus inermis* Leyss. C. r. Acad. Sci. URSS. N. s. **26**, (1940). Zit. nach Ber. Biol. **55**, 545 (1941). — MOSEBACH, G.: Untersuchungen über die tagesperiodische Bewegung der Blattgelenke von *Phaseolus*. Jb. Bot. **89**, 20 (1940). — MÜLLER, E.: Die Phosphatasebestimmung in kleinen Serummengen. Z. physiol. Chem. **237**, 35 (1936). — NILSSON, R., u. F. ALM: Über Loslösung des Zymasesystems aus der Hefezelle durch Autolyse. Z. physiol. Chem. **239**, 179 (1936). — NORD, F. F., u. R. WEIDENHAGEN: Handbuch der Enzymologie. 1940. — NORDH, G., u. E. OHLSSON: Amylasen in ruhenden und keimenden Samen. I. Gerste. Z. physiol. Chem. **204**, 89 (1932). — OHLSSON, E., u. O. EDFELDT: Amylasen in ruhenden und keimenden Samen. III. Hafer. Z. physiol. Chem. **221**, 174 (1933). — OHLSSON, E., u. C. E. UDDENBERG: Amylasen in ruhenden und keimenden Samen. II. Roggen. Z. physiol. Chem. **221**, 165 (1933). — OPARIN, A.: Die Wirkung der Fermente in der lebenden Zelle. Erg. Enzymforschg **3**, 57 (1934). — OPARIN, A., u. A. BACH: Fermentbildung in keimenden Pflanzensamen. Biochem. Z. **134**, 186 (1922). — OPARIN, A., S. MANSKAJA u. J. GLASUNOW: Die Inaktivierung der Amylase durch

Adsorption an Eiweißniederschläge. Biochem. Z. **272**, 317 (1934). — Oparin, A., u. S. Risskina: Über die Aktivität der Amylase in den Blättern der Zuckerrübe. Biochem. Z. **252**, 8 (1932). — Palladin, W., u. H. Popoff: Entstehung der Amylase und Maltase in den Pflanzen. Biochem. Z. **128**, 487 (1922). — Pfankuch, E.: Über die Phosphatase der Kartoffel und der Zuckerrübe. Z. physiol. Chem. **241**, 34 (1936). — Pfeffer, W.: Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. **30**, 259 (1907). — Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-phys. Kl. **32**, 163 (1913). — Beiträge zur Kenntnis der Entstehung der Schlafbewegungen. Abh. Sächs. Ges. Wiss. Math.-physik. Kl. **34**, 1 (1915). — Rubin, B. A., E. V. Artsichovskaja u. N. S. Spiridonova: Der Tagesrhythmus der Invertasetätigkeit und seine Abhängigkeit von den Beleuchtungsbedingungen. Ber. Akad. Wiss. URSS. **31**, Nr 9 (1941). — Sjöberg, K.: (I) Beiträge zur Kenntnis der Amylase in Pflanzen. I. Über die Bildung und das Verhalten der Amylase in lebenden Pflanzen. Biochem. Z. **133**, 220 (1922). — (II) Beiträge zur Kenntnis der Amylase in Pflanzen. II. Die Temperaturempfindlichkeit der Amylase von *Phaseolus vulgaris*. Biochem. Z. **133**, 294 (1922). — Syssakyan, N., und A. Kobyakova: Über die täglichen Schwankungen einiger biochemischer Indices bei Pflanzen. Biochimija **5**, 301 (1940). Zit. nach Ber. Biol. **56**, 397, (1941). — (I) Die Richtung der fermentativen Wirksamkeit als Merkmal der Dürreresistenz bei den Kulturpflanzen. Biochimija **6**, 103 (1941). — (II) Die Enzymtätigkeit in verschiedenen Partien eines Blattes. Biochimija **6** (1941). Zit. nach Ber. Biol. **58**, 459 (1942). — Syssakyan, N., A. Kobyakova and N. A. Vasilieva: Enzymic Periodicity in Leaves in Relation to the Development of Storage and Reproduction Organs. Biochimija **10**, 303 (1945). Zit. nach Brit. Abstracts A **3**, 143 (1946). — Weise, W., u. Th. v. Brand: Über die Anwendung der Methode von Hagedorn und Jensen auf die Bestimmung anderer Zuckerarten. Biochem. Z. **264**, 257 (1933).

Planta, Bd. 38, S. 280—295 (1950).

GEWEBESPANNUNG UND LUFTBLASENBILDUNG BEI *FUCUS*.

Von

KARL FÖRSTER, Warnemünde.

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 3. Februar 1950.)

Einleitung.

Die nachfolgenden Untersuchungen erwuchsen aus einigen Beobachtungen am Warnemünder Strand im Sommer 1949. Sie wurden vertieft durch Überprüfungen am Standort der Uferzone und durch Dredschungen im Bereich der Mecklenburger Bucht, die der Verfasser im Sommer und Herbst 1949 in anderweitigem Forschungsauftrag durchführte. Es war dabei nicht zu vermeiden, einige Beobachtungen an angeschwemmten oder gedredschten Pflanzen zu machen, deren Herkunft nicht sicher ist. Es wurde aber beachtet, daß die angeschwemmten oder gedredschten Pflanzen einen ungestörten Eindruck machten, wie das insbesondere nach stürmischem Wetter durchaus der Fall ist, wenn das Meer massenhaft abgerissene, noch ganz lebensfrische Pflanzen auswirft. Doch wird, wo wichtige Angaben nicht durch Beobachtungen am Standort bestätigt werden konnten, dies im folgenden stets angegeben.

Wo nicht ausdrücklich andere Arten genannt sind, beziehen sich die Angaben auf *Fucus vesiculosus*.

Die Abbildungen sind nach frischen Pflanzen gezeichnet. Die als Punktelung erscheinenden Haargruben bzw. Konzeptakeln sind halbschematisch wiedergegeben.

1. Die Gewebespannung an Thallus und Luftblasen.

a) Thallusfläche. Zerlegt man ein Stück Thallus parallel seiner Fläche in 2 Spaltblätter, so rollt sich jedes quer zur Längsachse (des ganzen Thallus) nach innen gerichtet ein (Abb. 1a). Es liegt also im ruhenden Gewebe eine Spannung vor, die sich bei Isolierung aufhebt. Auch die jüngsten Spitzen zeigen diese quergerichtete Spannung; sie rollen sich zugleich aber etwas nach vorn, d. h. auf die Scheitelkante zu, ein.

Durch einen Kunstgriff kann man die Gewebespannung mit der Exaktheit einer Zeigerablesung sichtbar machen: Man hebt aus einem Querstreifen der Pflanze einen schmalen Streifen Gewebe wie einen Graben aus, und zwar in Längsrichtung des Thallus und bis zu seiner Mittelschicht (Mark), so daß also auf dieser Zone das eine Thallusblatt entfernt ist. Durch die Einrollung des stehengebliebenen Streifens, dem nun sein Widerlager fehlt, richtet sich der überstehende Teil des Präparates längs dieser Linie steif auf (Abb. 1b).

Alle diese Erscheinungen zeigt auch *Fucus serratus*; andere Arten standen für die Untersuchung nicht zur Verfügung. Bei älteren Pflanzen verliert sich diese Reaktion.

b) Zur Morphologie und Gewebespannung der Luftblasen. Wenn man ein Stück Luftblase abschneidet, so schnurrt es zu einem schotenartigen Gebilde zusammen (Abb. 2a), und auch die Wundränder rollen sich ein. Selbst um Stiche bildet sich eine Vertiefung. Schneidet man aus der Wand einen schmalen Streifen, so rollt er sich ein (Abb. 2a unten rechts). In der Natur trifft man allenthalben auf beschädigte Blasen, deren Narben dergleichen Verkrümmungen zeigen.

Dieser bemerkenswerten Gewebespannung hat nur KÜSTER (1899) einige Beobachtungen gewidmet; die Bildung der Blasen wird meist kurz mit dem Hinweis auf ein „Auseinanderweichen des Füllgewebes" abgetan (REINKE

Abb. 1a u. b.

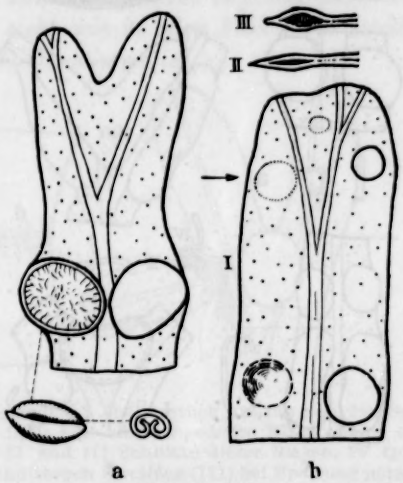


Abb. 2a u. b.

Abb. 1a u. b. Die Gewebespannung des Thallus. a Querschnitt durch einen bis an den linken Rand gespaltenen Thallus (*Fucus serratus*): Einrollung. b „Zeigerreaktion" bei Abheben eines längsgerichteten Gewebestreifens (*Fucus vesiculosus*). ($^2/_3$ nat. Gr.)

Abb. 2a. u. b. Die Gewebespannung der Luftblasen. a Thallusende. An der linken Blase ist das Dach abgehoben; man sieht das mit watteartigem Gewebe erfüllte Innere (in der Regel besteht nur eine watteartige Auskleidung: Abb. 5b und 9). Darunter das eingerollte Dach und sein Querschnitt. b I Thallusende, vorn 2 Blasen unentwickelt, flache Polster (auch die linke untere Blase ist atypisch, als „Fingerhutblase" wie Abb. 4a gebildet). II *An*schnitt des Thallus im Bereich der vorderen Blasen, an der bei I mit Pfeil bezeichneten Stelle. III *Aus*schnitt eines Streifens: Aufblähung. Hinter II ist also noch die ganze Thallusspitze senkrecht zur Zeichenebene zu denken, III ist dagegen ein Schnittpräparat. ($^2/_3$ nat. Gr.)

1875, Sp. 467 f., LOTSY 1907, S. 298, STOMPS 1911, S. 350, OLTMANNS 1922, S. 190 und 212). Dieses Schlagwort kann nun in der Gewebespannung teilweise eine Begründung finden, denn die Gewebespannung strebt zur Bildung eines Hohlraumes (Abb. 1a). Dies bestätigen junge Blasen oder solche, die gelegentlich auch an älteren Thalli im Stadium flacher Kissen verharren (Abb. 2b, I), vielleicht infolge stärkeren Wasserdrucks (falls die Formen in tieferem Wasser wuchsen) oder größerer Festigkeit der Gewebe: Im *An*schnitt, wo die Gewebe einigermaßen in ihrer alten Lage verharren, zeigt sich ein flacher, nur mit wenig Schleimgewebe gefüllter Innenraum (II): Die Blasenanlage erscheint in dem übrigen

Thallus wie in einem Rahmen flach eingespannt. Erst der *Ausschnitt* eines schmalen Streifens gibt den Verband frei und das Füllgewebe *wird auseinandergezerrt* (III).

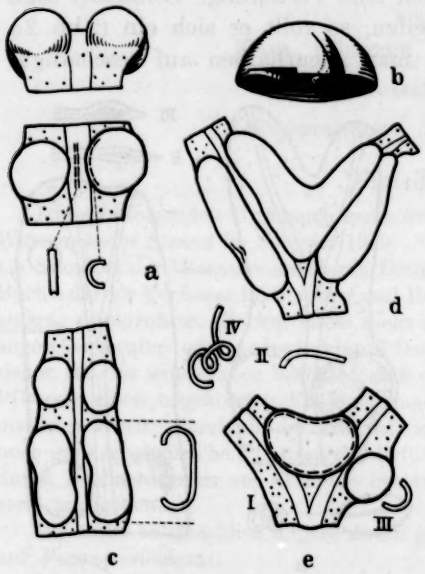


Abb. 3a—e. Unterschiede der Gewebespannung. a Thallusstück mit 2 überhalbkugelig gewölbten Blasen, oben längs, darunter von oben gesehen. Die Nebenfiguren zeigen das Verhalten von 2 ausgeschnittenen Gewebestreifen. b Luftblasendach mit 2 Einschnitten: Einrollung nach jeder Richtung (nat. Gr.). c Thallusstück mit zum Teil verwachsenen Blasen von erdnußartiger Form. Daneben Längsschnitt vom Dach einer solchen Blase: Einrollung nur an den Enden. d Thallusstück mit langgestreckten Blasen. e I Thallusstück mit 2 Blasen. II und III Ausschnitte dieser Blasen, in der Thallusebene geschnitten, von dem Außenrand (II also den im Winkel gelegenen Teil darstellend). IV Schnitt des vollen Umkreises der Winkelblase in Höhe der gestrichelten Linie bei I: starke Torsion, das obere, wenig gerollte Ende entspricht dem in II dargestellten Abschnitt. (a, d—e $^2/_3$ nat. Gr.)

Umgekehrt ist mit dem „Auseinanderweichen der Gewebe" die Bildung nicht erschöpfend wiedergegeben. Schon die bekannte ziemlich regelmäßige Anordnung der Blasen, sowie ihre scharfe Absetzung von der Thallusfläche zeigen sie als bauplanmäßig vorgesehene Gebilde. Am deutlichsten verrät sich aber die Sondernatur der Luftblasen in ihrer Gewebespannung, die sich von der einfach quergerichteten des gewöhnlichen Thallus durchaus unterscheidet. Während z. B. ein Streifen des Thallus in der Längsrichtung nie Einrollung zeigt, ist dies im Bereich der Blase durchaus der Fall (Abb. 3a). Bei einer normalen, runden Blase erfolgt Rollung, gleich ob man den Schnitt „polwärts" oder „äquatorial" führt (Abb. 3b). Dabei unterliegt jeder solche Streifen naturgemäß auch der quer zu ihm stehenden Zugrichtung, d. h. er ist dachrinnenartig gekrümmt. Bei schräger Schnittführung tritt oft Torsion ein, und durch „Umkippen" aus einer Zugrichtung in die andere kann es zu Achterkrümmung kommen, wenn man einen Vollkreis ausschneidet (ähnlich Abb. 3, e IV).

Benachbarte Luftblasen können verschmelzen (Abb. 3c). Es kommen auch lange, zigarrenförmige Luftblasen vor, bei denen es dahingestellt sei, ob man sie als Vereinigungen gewöhnlicher Blasen auffassen kann (Abb. 3d). Bei derartigen gestreckten Blasen rollt sich ein Längsstreif im wesentlichen nur an den *Enden* ein. Das Dach unterliegt also keiner Längsspannung. Das ist aus den statischen Verhältnissen zu begreifen.

Die Spannung steift die Blase wie die Stäbe den Regenschirm, und stellt man sich einen Schirm vor, der nicht rund ist, sondern einem Langzelt gleicht, so darf in seiner Längsrichtung auch keine Wölbungsmechanik auftreten, sonst würde sich das Dach, statt horizontal zu bleiben, auch einrollen.

Ebenso zeigt bei herzförmigen Blasen, wie sie in Verzweigungswinkeln oft auftreten, die vordere Eindellung keine Rollung (Abb. 3e), die dem Bau konträr wäre. *Man sieht, wie in allen Fällen die Gewebespannung auf die Form der Blasen abgestimmt ist.*

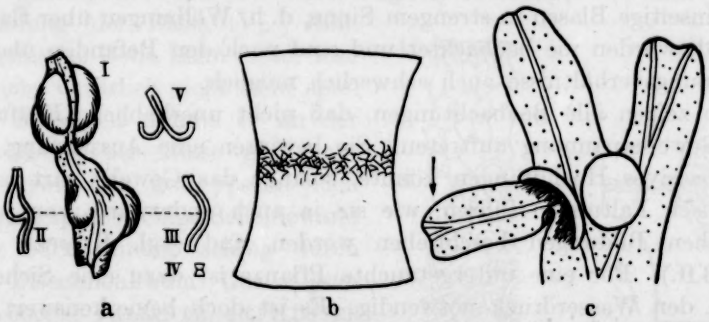


Abb. 4a—c. Leistungen der Gewebespannung. a I Thallusstück, schräg von der Seite gesehen. Oben 2 normale Blasen, unten links eine halb eingedellte Blase, rechts eine völlig durchgedellte („Fingerhutform"). II und III Schnitte dieser Blasen, IV Querschnitt zu III. V Verhalten eines ausgeschnittenen Streifens (III) bei Spaltung parallel zur Oberfläche. b Schnitt IV *b* im Umriß (Vergr. 15fach). c Aus 16 m Tiefe südlich Gjedser gedredschter Thallus. Links eine Blase eingedellt und dadurch ein Zweig eingesaugt und (in Pfeilrichtung) aus seiner natürlichen Lage gebracht. ($^2/_3$ nat. Gr.)

Auch wenn bei älteren Pflanzen die Gewebespannung oft ganz erloschen ist, zeigen die Blasen immer noch kräftige Einrollung.

Bei der Wölbung der Blasen findet auch eine Neubildung von Wandmaterial statt, denn die Halbkugeln müssen ja die ebene Fläche des Thallus übertreffen. Dadurch rücken auch die Haargruben auseinander; sie sind zudem noch reduziert (vgl. RICHARD 1925, S. 140) und treten kaum nur als durchscheinende Punkte auf. In den Abbildungen sind sie weggelassen, damit das Relief der Pflanzen deutlicher hervortritt. Bei den verwandten weichen Aufblähungen (vgl. Abb. 7c) läßt sich der Zuschuß an Fläche leicht zeigen, da es ihre Wand erlaubt, sie aufzuschneiden und flachzulegen.

Gelegentlich stößt man auf einseitige, gruben- oder fingerhutförmige Blasen (Abb. 4a). Hier ruht in der Wand als Ganzem die Gewebespannung. Spaltet man aber einen Ausschnitt (III) in seine 2 Blätter, so erweist sich das Innere (das ja der unteren Blasenhälfte entspricht) als Träger der ihm zukommenden gegensinnigen Spannung (V).

Es scheint, daß sich diese „Fingerhutblasen" bereits gestört anlegen, indem hier die Thallusblätter von Anfang an verklebt bleiben (vgl.

Abb. 2b). Öfter fanden sie sich in Tiefen von etwa 20 m der Kadetrinne, wo sie allerdings schwerlich ihr ganzes Leben verbracht hatten (nach LAKOWITZ geht *Fucus vesiculosus* bis 10 m tief). Es ist anzunehmen, daß der hohe Wasserdruck das Kollabieren fördert. Selten wurden Fingerhutblasen aber auch am Standort des Ufers gefunden.

Bei 2 ebenfalls aus der Kadetrinne gezogenen Stücken war mit der Blasenwand zugleich ein ganzes Sproßende unter Abbiegen aus seiner normalen Richtung unverkennbar nachträglich eingesaugt worden (Abb. 4c).

Einseitige Blasen in strengem Sinne, d. h. Wölbungen über flachem Grund, wurden nie beobachtet und sind nach den Befunden über die Spannungsverhältnisse auch schwerlich möglich.

So zeigen alle Beobachtungen, daß nicht unerhebliche Kräfte bei der Gewebespannung auftreten. Sie bewirken eine Aussteifung. Ein nur passives Hochdrängen könnte, solange das Gewebe zart ist, zu planlosen Faltungen führen, wie sie ja auch anderwärts von pathologischen Bildungen beschrieben worden sind (vgl. KÜSTER 1916, S. 293 ff.). Für eine untergetauchte Pflanze ist dazu eine Sicherung gegen den Wasserdruck notwendig. Es ist doch bemerkenswert, daß die kugeligen Hohlbildungen von Landpflanzen, wie etwa Fruchtkelche oder Gallen (KÜSTER 1911, S. 187) oder „Schwimmblasen" von Früchten und Samen (v. GUTTENBERG 1926, S. 246 f.), der Gewebespannung entbehren. Zu Lande erfahren vielmehr aufrechte, stengelige Organe, wie ökologisch verständlich ist, eine entsprechende Aussteifung (vgl. BOWER 1923, S. 154).

Daneben wollen wir nicht übersehen, daß die eigentliche „Härte" der Blasen auch von der Derbheit der Wände herrührt (ähnlich KÜSTER, 1899, S. 831).

Dagegen spielt der Druck der Luftfüllung, wie SAUVAGEAU (zit. RICHARD 1925, S. 136) es will, keine Rolle bei der Festigung der Blase, denn weder bemerkt man beim Anschneiden unter Wasser einen Überdruck (Entweichen von Luft), noch zeigen sich Blasen, deren Luft durch eine Verletzung entwichen ist, in ihrem Halt vermindert. Daß bei grober Pressung, etwa beim Schreiten über *Fucus*, die Luftfüllung als Polsterung wirkt, ist natürlich etwas anderes. (Über die Zusammensetzung des Gasinhaltes s. PANTANELLI und COLLA.)

c) Die Gewebespannung als Leistung der Wand. Der Querschnitt der Wand, der naturgemäß das schon entspannte Organ zeigt, beginnt außen mit 1—2 Lagen sehr kleiner Zellen, die Gestalt und Leistung einer Epidermis zeigen (Abb. 5a, I). Dann folgt ein Gewebe aus großen Zellen mit dünnen Wänden (II). Ihre Längsachsen stehen bevorzugt in der Radialrichtung der Blase. Es folgen weiter dickwandige Zellen, zwischen denen zunehmend Interzellularen auftreten, so daß ihr Quer-

schnitt rundlicher wird (III). Die letzten von ihnen werden durchsponnen von sternparenchym- bis hyphenartigen Zellen. Bisweilen beobachtet man Übergangsformen mit einem kugeligen und einem hyphenartigen Pol (IV links, „Retortenzellen" nach KÜSTER, 1899). Zugleich gehen von den dickwandig-rundlichen Zellen Membranleisten aus, die sich zwischen die langgestreckten Zellen mischen, wodurch ein wirres Geflecht entsteht (IV). Damit ist die eigentliche Wand zu Ende. Aus ihr brechen weiterhin schräg bis rechtwinkelig Fäden hervor und bilden die bekannte watteartige Bekleidung, bisweilen sogar Ausfüllung der Blase (V). Eine mechanische Rolle kann dieser lose Bewuchs natürlich nicht mehr spielen. Bisweilen nimmt er an der Aufwölbung der Blase gar nicht mehr voll teil und spannt sich dann als spinnewebige Scheidewand mehr oder minder schräg durch den Blasenhohlraum (für *Cystoseira* ebenso VALIANTE, zit. KÜSTER 1899, S. 827). Auch wenn man aus den Konzeptakelständen Stücke des entsprechenden Maschenwerkes, das hier durch Gallert etwas verfestigt ist, herausschneidet, erfolgt keine Formänderung.

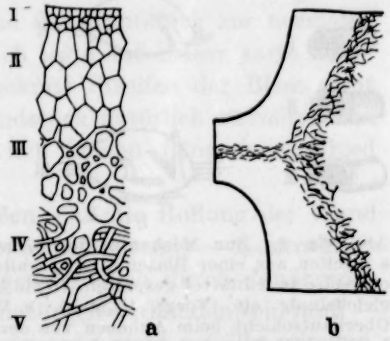


Abb. 5 a u. b. Morphologie der Spannungsorgane. a Querschnitt durch die Wand der Luftblase (Vergr. 40fach), Erklärung im Text. b Übergang des Thallus in die Blasenwand (Vergr. 15fach).

Im glatten Thallus ist die entsprechende Rindenschicht Träger der Gewebespannung. Sie besteht nur aus 4—5 Lagen von Zellen, die nacheinander den Typen I—IV der Abb. 5 gleichen (vgl. die Abbildungen bei OLTMANNS 1922, S. 211. RICHARD 1925, S. 117 f. gibt sehr unvollkommene Schnittbilder. Die von ihm den Zellen zugesprochenen auffallenden Tüpfel haben sich bei dem Material von OLTMANNS und mir nicht gezeigt). Auch hier ist weiter im Inneren ein lockeres „Mark" vorhanden. Seine hyphenartigen Elemente liegen vorwiegend in Richtung der Thallusfläche. Man möchte vielleicht erwarten, daß diese Schicht die Aufgabe erkennen ließe, die beiden auseinanderstrebenden Blätter des Thallus (Abb. 1!) aneinander zu binden. Von einer solchen Funktion ist aber nichts zu bemerken.

Das Mark des Thallus steht in unmittelbarer Verbindung mit dem Mark (d. h. der lockeren Auskleidung) der Blasen (Abb. 5 b). Die Luftblasenwand stellt also keine geschlossene Kapsel dar, sondern ist in 2 getrennte Halbkugeln geschieden (ähnlich etwa einer Galle, die KÜSTER 1930, S. 15 abbildet). Infolge dieser Selbständigkeit kann es auch zu einer überhalbkugeligen Wölbung jeder Hälfte kommen (Abb. 3a).

Wie wirken nun diese Bestandteile bei der Gewebespannung zusammen?

Spaltet man einen eingerollten Streifen der Blase vorsichtig in ein inneres und ein äußeres Blatt, *so bleibt jedes für sich gerollt* (Abb. 6a), und zwar im gleichen Sinne. Also kommt die Gewebespannung nicht durch abgesetzte Schichten zustande, sondern in Form eines *Gefälles*. Die Unterschiede in der Rollung der beiden Blätter sind in solchen Präparaten aber zu unsicher, um bestimmte Aussagen über den Zahlenwert dieses Gefälles zu machen.

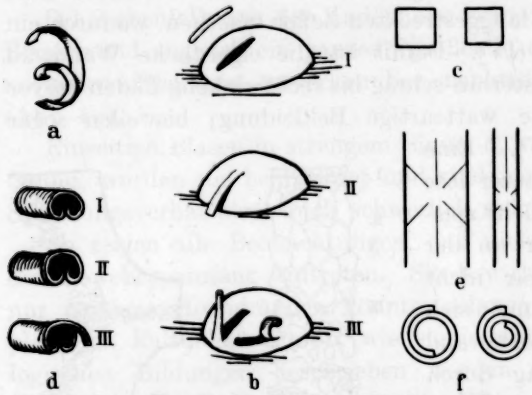


Abb. 6a—f. Zur Mechanik der Gewebespannung. a Streifen aus einer Blasenwand, parallel zur Blasenoberseite in 2 Blätter gespalten. Beide krümmen sich gleichsinnig ein (Vergr. $1^1/_2$fach). b Verhalten der Oberhautschicht beim Abheben von der Blasenwand: I keine Krümmung und keine Größenänderung (Normalfall). II Der abgetrennte, am oberen Ende noch anhängende Streifen steht infolge Verlängerung etwas über. III Einrollung quer zum Hange der Blase: der polwärts abgehobene Streifen hat sich quer gerollt und daher röhrig versteift und aufgerichtet, der querlaufende hat sich in seiner Längsrichtung gerollt. c Aus einem viereckigen Wandausschnitt durch Spaltung hergestellte 2 Blätter: links Außenblatt, rechts Innenblatt (Vergr. $1^1/_2$fach). d I Rolle aus einem größeren Blasenstück. II Am selben Präparat vorn ein schmaler Schnitt fast abgelöst; er hängt nur an den Enden (unten) mit der Rolle zusammen. III Zusammenhang rechts gelöst. II Zeigt die Verlängerung, III die Entspannung des Schnittes. e Schema eines links breiten, rechts schmalen Streifens. Die dünnen Linien deuten Zugkräfte an. Erklärung im Text. f Feststellung von Spannungsänderung: die $1^1/_2$fache Rollung geht in 2fache über (Vergr. $1^1/_2$fach).

Hebt man von einer Blase mit dem Messer ein langes, dünnes Stück Haut ab, wobei man vorwiegend die oberste Zelllage erfaßt, so bleibt das Stück in vielen Fällen flach und läßt sich nachträglich wieder genau passend auf die Wundfläche legen (Abb. 6b, I). Danach wäre die Schicht also neutral. Bei jungen, frischen Blasen kann sich der Streifen auch um etwa 10% verlängern (II). Das würde bedeuten, daß er im Gewebsverband gestaucht war. Diese Verlängerung ist oft begleitet von einer kräftigen Einrollung nach außen, also im Gegensinne zu derjenigen der Gesamtblase (III). Doch kann man dieser Zellage, die funktionell der Epidermis der Kormophyten entspricht, bei ihrer Zartheit keine erheblichen mechanischen Wirkungen zusprechen. Zudem unterbleibt ihre Verlängerung, wie bemerkt, an älteren Blasen, immer auch am gewöhnlichen Thallus, ohne daß dadurch deren Rollreaktionen gestört sind.

Allerdings schließt selbst Neutralität der isolierten Grenzschicht nicht aus, daß im Gesamtpräparat nicht doch bei der Einrollung eine

Streckung der äußeren Rindenschichten (Abb. 5a, II) erfolgt, die dann der zarten „Epidermis" mit aufgezwungen würde. Leider erwies sich eine Messung als undurchführbar. Auch Markierungsversuche mit aufgestreuten Kohle- oder Stärketeilchen ergaben keine einwandfreien Beobachtungen.

Immerhin zeigt dies schon, daß offenbar eine wesentliche Dehnung der äußeren Wandschichten bei der Einrollung nicht erfolgt. Zwei andere Beobachtungen erheben dies zur Sicherheit: 1. In dem eben erwähnten Fall, daß sich die Oberhaut konträr einrollt, wurde stets beobachtet, daß schon geringe anhaftende Teile des nächstfolgenden Gewebes die Gegenrollung *aufhoben* und das Hautstück zur normalen Einrollung (nach innen) zwangen. 2. Ich legte auf Blasen zarte Zellophanstreifen fest angepreßt auf und schnitt Streifen der Blase samt dieser Auflage aus, wobei sich das Wandstück natürlich einrollte. Ein Vergleich mit dem Zellophanstreifen ließ keinen Längenunterschied erkennen.

Beide Beobachtungen lassen schließen, daß die Rollung der Wand im wesentlichen durch die — nach innen fortschreitende — Kontraktion zustande kommt und die äußeren Lagen lediglich durch annähernde Neutralität das Widerlager bilden, das natürlich vorhanden sein muß — sonst könnte sich die Blase ja im Ruhezustand nicht gewölbt erhalten.

Es wurde angestrebt, die Veränderungen der Wand bei Entspannung (also Kontraktion der Innenschicht + etwaige geringe Expansion der Außenschicht) sichtbar und meßbar zu machen: a) Die in Abb. 7c dargestellten Flächen sind (tangentiale) Spaltlinge eines ausgeschnittenen viereckigen Wandstückes, mit anderen Worten sie stellen das äußere und innere Blatt *eines* Ausschnittes dar. Die Kantenmaße waren bei einem Parallelversuch im Außenblatt durchschnittlich 3,3 mm, im Innenblatt 3,05 mm. Quantitativ sind solche Präparate aber nicht zu werten. Blase und Schnitte biegen sich nämlich heftig unter dem sezierenden Messer und machen exaktes Arbeiten unmöglich. Auch ist man beim Messen gezwungen, die gekrümmten Scheibchen flach zu drücken. Schließlich muß man bedenken, daß Ausschnitte der gekrümmten Blase von vornherein etwas kegelig ausfallen werden. b) Ein günstigeres Objekt bieten die „Fingerhutblasen". Aus einer solchen einseitigen, weil aus 2 Wänden zusammengeklebten Wölbung wurden Streifen geschnitten (Abb. 4a, III). Diese zeigen sich schon dem bloßen Auge von der Seite her eingekerbt, die Folge der Kontraktion der inneren Schichten. Einen Querschnitt, in Abb. 4a, IV nur angedeutet, zeigt Abb. 4b in vergrößertem Umriß. Hier läßt sich die Verformung genügend genau auf die Größenordnung von 20% festlegen.

Einige Beobachtungen zeigen, daß auch dieser Versuch nicht die mögliche maximale Leistung der Gewebsspannung erfaßt: a) Schneidet man von breiten,

eingerollten Blasenstücken (Abb. 6d, I) dünne Scheiben ab, so *verlängern* sie sich etwas; läßt man sie mit den Enden noch am Mutterstück hängen, so steht ihr Rand etwas vor (II). Schneidet man eines der Enden noch ab, so *entspannen* sie sich merklich (III). *Dünne Schnitte zeigen also nicht die höchste mögliche Verformung.* Diese Reaktion zeigt sich bei jedem einzelnen Schnitt, wenn man eine ganze Reihe hintereinander abhebt. Unregelmäßigkeiten in der Schnittdicke scheiden also als Ursache aus. Man könnte zur Erklärung annehmen: Die Zugwirkung, die zur Kontraktion führt, ist allseits gerichtet, denn eine normale runde Blase rollt sich nach allen Seiten gleich (Abb. 3b). Bei dünnen Schnitten ist nun die seitliche Komponente der Kontraktion unterbrochen (Abb. 6e), und so wird sich auch in der Schnittrichtung die Kontraktionsleistung vermindern. Doch ist diese Deutung nicht zwingend. b) Ferner ist beim Einrollen der Präparate an eine erhebliche Bremsung durch die aneinander reibenden Wände zu denken (vgl. Abb. 1a und 6f); ein Überschlag ergibt auch leicht, daß z. B. Abb. 1b eine größere Einrollung erwarten läßt, als sie in Abb. 1a verwirklicht ist. —

Der Betrag der Verformung ist auch rechnerisch abzuschätzen. Für den flachen Thallus ist an Hand der Abb. 1a zu schließen: Das Thallusblatt hat etwa 20 mm Breite und seine wirksame Schicht 0,3 mm Dicke. Durch Einrollung nimmt es etwa $1^1/_2$ Umgänge eines Kreises ein. Der äußere Rand dieses Blattes ist danach rund 20 mm $= \frac{3}{2} \cdot 2R\pi$, woraus folgt $R = \frac{20}{3\pi}$ mm. Der innere Rand hat den Radius $r = R - 0{,}3$ mm, seine Länge (für die $1^1/_2$ Umgänge) ist dann leicht zu berechnen aus $3r\pi$, was 17,2 mm ergibt. Die Verkürzung beträgt also 2,8 mm auf 20 mm oder 14 %. — Für eine Luftblase, deren Radius etwa 10 mm und deren Wanddicke 1 mm beträgt, ergibt sich ähnlich 22 %. — Beide Zahlen können nur angenähert sein, bestätigen aber den oben nach ganz anderer Methode bestimmten Wert.

Es wurde versucht, einen Anhalt auch für den durch die Gewebespannung erzeugten Druck zu erhalten. Thallusschnitte wurden durch Gewichte belastet, bis sie diese nicht mehr anhoben, also die Rollung unterdrückt war. Bei $^1/_2$ cm² war dies bei 5 g der Fall. Ein Luftblasen-Ausschnitt wurde belastet, bis er, statt sich zu rollen, seine natürliche Wölbung behielt. Dazu waren bei $^1/_2$ cm² Wand von 0,5 mm Dicke 20 g nötig. Der Druck liegt also um 10—40 g/cm².

d) Zur Mechanik der Gewebespannung. Zur Aufklärung der Mechanik der Gewebespannung ist *Fucus* kein sehr günstiges Objekt. Weder wirken hier deutlich abgesetzte Schichten von antagonistischer Leistung zusammen, noch unterscheidet sich die morphologische Beschaffenheit der Zellen vor und nach der Entspannung charakteristisch.

Bewegungen wie Spannungen können durch Volum- oder durch Formänderungen von Zellen (bzw. die Tendenz dazu) entstehen. Die Beobachtungen sprechen dafür, daß bei *Fucus Formänderung* zugrunde liegt.

Volumänderung würde Wasserverschiebung voraussetzen, bei Kontraktion also Wasseraustritt. Dafür sprechen aber keine Befunde. Das normale Innere der Blase ist ja trocken, auch die Wattebekleidung ist weder benetzt noch durchtränkt, und bei der Einrollung weist nichts auf ein Erscheinen von Wasser hin, das sich doch kräftig nach dem Inneren der Rolle richten müßte. Immerhin kann

nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, daß etwas Wasser unmerklich abwanderte. — Ferner müßte Wasseraustritt nach allen sonstigen Erfahrungen ein Turgorvorgang, also eine lebendige Leistung sein. Dagegen spricht noch das Folgende:

Blasen und Thallusstücke, die durch chemische Mittel (verdünnter Alkohol, Kupfersulfat, Kampher) oder durch Einlegen in heißes Wasser oder Trocknen (mit Wiederaufweichen) getötet sind, zeigen abgeschwächt weiter Gewebespannung. Teilweise liegt also sicher ein „toter" oder besser *vorgebildeter* Mechanismus vor. Ist auch die Einrollung (Spannung) in totem Gewebe wesentlich gemindert, so beweist das nicht, daß im lebenden Gewebe die Spannung ein echter Lebensvorgang ist; durch die Behandlung könnten auch Strukturen, die schon zuvor nicht lebendig waren, eine irreversible Änderung erfahren.

Versuche, die Einrollung durch osmotisch oder quellend wirkende Mittel zu unterdrücken oder rückgängig zu machen, hatten nie Erfolg; selbst durch starke Eingriffe konnte kein entscheidender Einfluß gewonnen werden.

Im Eintrocknen begriffene, also welke Organe zeigen trotzdem Einrollung. Gerollte behalten bei völligem Eintrocknen ihre Rollung. Eingerollte Schnitte wurden in verschiedene Medien übertragen und der Grad der Einrollung an der Zahl der Umgänge bestimmt, wenn etwa ein Streifen von 1,5facher Rollung auf 2fache überging (Abb. 6f), so bedeutet das eine Zunahme der Gewebespannung. Das aber fand sich in geringem Maße sowohl in stark plasmolysierenden Lösungen (ges. NaCl) wie in destilliertem Wasser. Ferner wurden Stoffe angewandt, bei denen eine Quellungswirkung auf die Membran anzunehmen ist (vgl. Förster, 1933, S. 490): Alkohol bzw. Milchsäure und Glycerin. Auch hier trat in allen Fällen eine geringe Erhöhung der Rollung ein, bei Milchsäure am erheblichsten, von 1,5 auf 2.

Bei anderen Versuchen wurden die Medien *vor* der Isolierung (Rollung) angewandt: sie wirkten einige Minuten auf das *Innere* von Blasen ein, deren „Deckel" abgehoben war und als Vergleich diente. Wenn dann die Blasen geschnitten wurden, zeigte sich ein ähnliches Ergebnis wie zuvor: Bei Milchsäure und Glycerin erfolgte eine kräftige Einrollung, bei NaCl-Lösung und Alkohol eine schwächere. Auch *ganze* Blasen, der Einwirkung von destilliertem Wasser wie ges. NaCl-Lösung ausgesetzt, zeigten danach Einrollung.

Nach Behandlung mit ges. NaCl (und KNO_3)-Lösung ist dabei die Wand der Blase sehr schlaff, also unverkennbar erheblich in ihrem physiologischen Zustand geändert.

Diese Beobachtungen sprechen dafür, daß die unmittelbare Ursache der Einrollung kein osmotisches oder Quellungs-Geschehen ist, sei es an dem Protoplasma oder an den Zellwänden. Sonst müßte man bei der Anwendung so energischer Mittel, darunter kräftig entspannender, auf den Fall stoßen, daß die Spannung aufgehoben würde. Daher ist wohl anzunehmen, daß es bei dem Wachstum zu elastischen Verformungen der Zellen (Zellwände) kommt, die sich bei Isolierung der Gewebe aufheben und dadurch zu der Einrollung führen. Als Wachstumserscheinung wäre das eine Lebensäußerung; das Ergebnis, die Spannung, kann sich

dann aber auch noch an getötetem Gewebe äußern. Doch ist die Mitwirkung lebender Elemente, wie bemerkt, nicht ausgeschlossen.

Als Ausdruck einer Zugwirkung sieht KÜSTER (1899, S. 828 f.) die „Retortenzellen" (vgl. S. 285) an. Doch ist ihr Vorhandensein nicht immer mit Gewebespannung verbunden, wie er selbst für *Halidrys* feststellte. Auch schließt das Bild der Gewebe mit seinen zum Teil bogig verlaufenden Hyphenzellen bei *Fucus* wie anderwärts (vgl. OLTMANNS, 1922, S. 154 ff.) wohl ein Zustandekommen allein durch passive Dehnung aus. So sind die Retortenzellen vielleicht teilweise „morphologisch" als Übergangsbildungen zu deuten (vgl. Abb. 5, III/IV). Die eben geforderte elastische Verformung der Elemente aber dürfte nicht in so groben Zerrungen liegen.

In den Rahmen der Gesamtphysiologie gestellt, schließen sich die *Fucus*blasen an a) unmittelbar den sonstigen Fällen latenter Spannungen, die sich in vivo nie, sondern nur unter gestörten Bedingungen — und dann als Bewegungen — äußern, wie der Rollung längsgespaltener *Taraxacum*-Schäfte oder Blattstiele (vgl. JOST 1923, S. 18 ff., BÜNNING 1939, S. 91 f.), auch den von SCHUEPP an Knospen entdeckten Spannungen; b) mittelbar vielen pflanzlichen Bewegungen, vor allem denen, wo es auch zunächst zu einer angestauten Spannung kommt, die sich dann in Explosionsmechanismen äußert (vgl. die monographische Bearbeitung durch VON GUTTENBERG 1926).

Vor allem an den Bewegungsvorgängen hat man die Gliederung entwickelt in hygroskopische Mechanismen, Kohäsionsmechanismen, Turgor- und Wachstumsmechanismen. Wie dargelegt, läßt sich die *Fucus*-Blase auf keinen dieser Fälle zurückführen. Hierin schließt sich ihr Verhalten einigen anderen schon bekannten Erscheinungen an, wie z. B. der Einrollung mancher Blätter (*Rhododendron*), der Senkung mancher Zweige in der Kälte (VON GUTTENBERG S. 109). Eine gewisse Parallele bietet der Mechanismus der *Utricularia*-Blase, deren Wand elastisch eingedellt und dadurch zu Schluckbewegungen befähigt ist; allerdings erfolgt diese Eindellung hier erst an fertiggewachsenen Blasen und reversibel, indem die Wände aus den Blasen Flüssigkeit aufsaugen (CZAJA 1921).

3. Morphologische und systematische Deutung der Hohlbildungen.

a) Homologe Bildungen. Gelegentlich findet man Thalli, bei denen sich das Gewebe zu weichen Säcken aufbläht (Abb. 7). Diese Bildungen, die boursouflures, gonflements oder renflements der französischen Autoren, will RICHARD (1925) scharf von den echten Luftblasen geschieden wissen. Dazu mag ihn vor allem bestimmen, daß sie eine gewisse Unregelmäßigkeit des Auftretens haben, und daß sie auch bei den *Fucus*-Arten vorkommen, die der Blasen ermangeln. Immerhin können sie

echte Blasen recht entschieden in ihrer Anordnung nachahmen (Abb. 7b rechts, vgl. auch die Abbildung bei RICHARD selbst, S. 139). Auch bauen sie sich wie die Blasen mit einem Zuschuß an Wandmaterial auf (Abb. 7c).

Vielfach sind sie langgestreckt und nicht selten steht ihr Hohlraum, der auch Luft führt, mit echten Blasen in unmittelbarer Verbindung, wodurch lange Kanalsysteme entstehen. Nehmen die Aufblähungen die Spitze des Thallus ein (Abb. 7c), so vermitteln sie zu den Konzeptakelständen, die selbst häufig — auch bei *Fucus vesiculosus* — durch Luft aufgeblasen sind. Allerdings lassen die Aufblähungen meist die Mittelrippe frei, während diese vor den Konzeptakelständen endet; doch auch das wird gelegentlich durchbrochen (Abb. 7d). Auch Verbindungen beider kommen vor (Abb. 7e). Die Ähnlichkeit und die Übergänge erlauben, von einer Homologie aller dieser Bildungen zu sprechen.

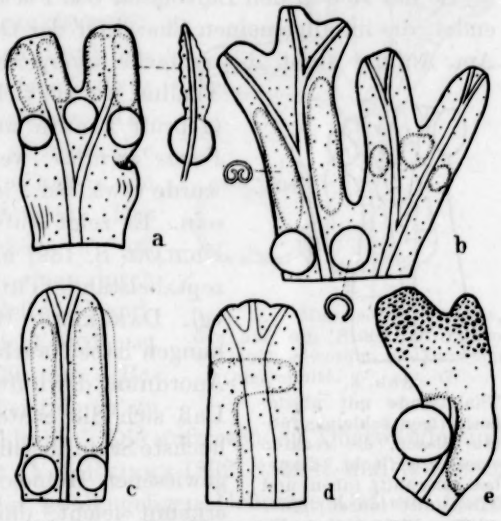


Abb. 7 a—e. Den Blasen homologe Gebilde. a Thallusende mit Blasen und Aufblähungen, deren rechte in Verbindung mit einer Blase steht. Daneben Seitenansicht. b Ähnliches Präparat, die Nebenfiguren zeigen Einrollung ausgeschnittener Streifen. Die Aufblähungen des rechten Teiles stehen in einer Anordnung wie echte Luftblasen. c Ähnliches Präparat, rechts ist der Umriß des Hautlappens gezeichnet, der durch Aufschneiden und Flachlegen der Aufblähung entsteht. d Thallusende mit Aufblähung, die unter der Rippe weggreift. e Thallusende mit Konzeptakelstand, der in eine Aufblähung übergeht. Das Ganze mit Luft gefüllt. Die Luftblase links mit ausnahmsweise deutlich hervortretenden Haargruben. ($^2/_3$ nat. Gr.)

Auch auf gelegentlich deutlich hervortretende Haargruben der Luftblasen (Abb. 7e) sei als Übergangserscheinung hingewiesen. — Der Saum, der bei *Fucus spiralis* (Abbildung bei NEWTON 1931, S. 218) die Konzeptakelstände umrandet, zeigt, daß auch hier die Hohlbildung keine zufällige Aufblähung, sondern morphologisch und physiologisch streng festgelegt ist.

Perlartige, glasige Kugeln vom Charakter der Luftblasen, aber mit schleimigem Inhalt und von eigenartig frontaler Stellung, wurden 2mal aus tiefem Wasser (etwa 20 m) gedredscht (Abb. 8).

Wenn in Abb. 7b sich der Ausschnitt einer Aufblähung erheblicher einrollt als ein Stück vom Dach einer Luftblase, so mag das überraschen, weil sich die Aufblähungen weich und schlaff anfühlen. Aber eben weil ihr Gewebe zart ist, wird es leichter nachgeben als ein starres, das größeren inneren Widerstand besitzt, und es wäre falsch, im Grad der Rollung ein Maß der Arbeitsleistung zu sehen.

Über Ursachen und Nutzen der diffusen Hohlbildungen ist nichts Sicheres auszusagen. RICHARD nimmt an, die Aufblähungen entstehen durch Ausdehnung

kleiner Luftabscheidungen, wenn die Pflanzen bei Ebbe an der Sonne liegen; doch ist das unbewiesen und für die fast immer untergetauchten Ostseepflanzen kaum annehmbar. Die Zufälligkeit der Bildungen spricht gegen eine Rolle als Schwimmorgane. So liegt hier wohl einer der Fälle vor, daß die ersten phylogenetischen Vorstufen einer teleologisch deutbaren Bildung sich der Zweckbetrachtung durchaus entziehen.

So hat sich in den Luftblasen von *Fucus* offenbar eine Bildung vollendet, die im allgemeinen Charakter der Gattung schon vorgesehen ist. Am Anfang steht die einfache quergerichtete Gewebespannung des Thallus, wie sie vielleicht allen Arten zukommt (geprüft konnte außer *Fucus vesiculosus* nur *Fucus serratus* werden). Die nächste Stufe würde etwa bei *Fucus platycarpus* verwirklicht sein. Er zeigt Aufblähungen (vgl. STOMPS und RICHARD S. 139) und blasige, lufterfüllte Konzeptakelstände (THURET und BORNET 1878, S. 40; vgl. DANGEARD 1933, S. 288). Die Aufblähungen haben auch hier schon oft die typische Anordnung der Luftblasen (STOMPS 1911, S. 350). Daß sich die echten Luftblasen zwanglos als höchste Stufe anschließen lassen, zeigen die nachgewiesenen Homologien und Übergänge. Man erkennt leicht, daß für eine monographische Bearbeitung der Gattung in diesen Bildungen wichtige systematisch-phylogenetische Fingerzeige gegeben sind.

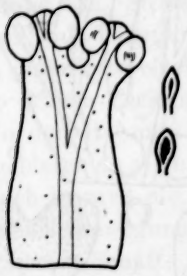


Abb. 8. Thallusende mit glasigperlartigen, schleimgefüllten Blasen, die rechten etwas abgeflacht. Daneben Anschnitt (oben) und Ausschnitt (unten) einer solchen Blase (diese Figuren erklären sich wie Abb. 2b, II und III). (2/3 nat. Gr.)

Für die Blasen von *Cystoseira* und *Ascophyllum* beschreibt KÜSTER ebenfalls Einrollung; bei *Sargassum* fand er sie in der Jugend angedeutet. Bei den ganz andersartigen, schotenförmigen Blasen von *Ceratonia siliqua* ist von ihm keine Gewebespannung gefunden worden (1899, S. 827 ff.), was eigene Beobachtungen bestätigten.

b) Schlauchtyp der Braunalgen. Abb. 9 zeigt eine eigenartige Bildung, die bisher nur einmal an einer angeschwemmten, aber gesunden Pflanze von *Fucus vesiculosus* beobachtet wurde. Hier war der Thallus auf ein Stück zu einer einzigen hohlen Kammer geworden. Die Rippe hatte sich hierbei auf die beiden entgegengesetzten Seiten des Rohrstückes verteilt. So ist hier also die Leitungsbahn noch so wenig als erbliche Einheit fixiert, daß eine Sprengung möglich ist. Sehr leichte Fälle dieser Art trifft man übrigens häufiger (Abb. 7d). Die Kammer war mit Luft gefüllt, Gewebespannung vorhanden, wenn auch schwach.

In einem 2., ganz ähnlichen Fall waren 4 Blasen an der Bildung des einheitlichen Hohlraumes mitbeteiligt, in einem 3. Fall hatten sich 4 Blasen mit erweiternden Aufblähungen bis zum Verschmelzen genähert.

Stellt diese Umformung auch eine Abnormität dar, so legt sie doch nahe, den Blick auf die Algen zu richten, deren Thallus von Natur einen solchen Groß-Hohlraum darstellt. Eine Untersuchung von *Chorda Filum* ergab, daß ein schmaler Längsstreif aus dem Thallus keinerlei Reaktion zeigt (Abb. 10, II). Führt man dagegen an einem Ausschnitt der Pflanze einen einfachen Schnitt der Länge nach durch den Schlauch, *so rollt sich das aufgeschnittene Stück kräftig nach innen zusammen* (III). Es herrscht also hier eine gleichsinnige Gewebespannung wie beim Thallus von *Fucus* und seinen Hohlbildungen. Das könnte die Deutung nahelegen, im Schlauchtyp der Braunalgen einen durch Gewebetrennung abgewandelten Bandthallus zu sehen. Diese Möglichkeit deutet schon Lotsy (1907, S. 279) an. (Bekanntlich kommt es auch bei *Chorda* zu Luftabscheidung in den Hohlraum. Die auftretenden Querwände sind noch nicht genau untersucht. Vgl. Reinke 1892, S. 35 ff. und Wuitner 1921, S. 102). Auch bei der hohlkugeligen Grünalge *Codium Bursa* wies Küster (1899, S. 823 f.) Gewebespannung nach.

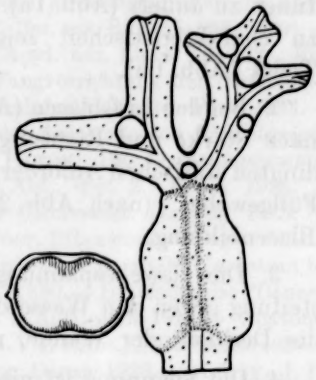


Abb. 9. Monströser Thallus, der auf ein Stück zu einem Schlauch geworden ist. Daneben Querschnitt. (2/3 nat. Gr.)

Die eigenartigen Braunalgen mit örtlichen Aufblähungen (*Asperococcus*, *Scytosiphon* — mit Scheidewänden ähnlich *Chorda* —, *Hormosira*; über sie Oltmanns 1922 und Newton 1931), wie auch die verwandtschaftlich *Chorda* näher stehenden Laminarien konnten leider nicht untersucht werden. *Pelvetia* ist bemerkenswert durch rinnigen Wuchs (Abbildung bei Newton S. 221). Ob die Ursache in ungleicher Spannung der Blätter liegen könnte — nach Art der „Fingerhutblasen" von *Fucus* —, wäre zu prüfen. Andeutung von rinniger Biegung wurde gelegentlich bei *Fucus serratus* gesehen. — Auch die Torsion, die *Fucus* gelegentlich zeigt (Chemin, 1925, S. 148), und die bei Laminariaceen zahlreiche Parallelen hat, könnte entwicklungsmechanisch mit Gewebespannungen zusammenhängen.

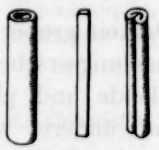


Abb. 10. *Chorda Filum*. I Ausschnitt des Thallus. II Spaltling aus der Wand in Längsrichtung. III In Längsrichtung aufgeschlitztes Thallusstück (nat. Gr.).

Eine Durcharbeitung der Braunalgen auf Äußerungen der Gewebespannung erscheint somit auch systematisch-phylogenetisch aussichtsreich.

Zusammenfassung.

1. Der Thallus von *Fucus* zeigt eine Gewebespannung, die sich beim Zerlegen in 2 Blätter als Einrollung quer zur Längsachse und nach Innen zu äußert (Abb. 1a). Abhebung eines Längsstreifens führt daher zu charakteristischer, zeigerartiger Aufrichtung des überstehenden Teiles (Abb. 1b).

2. Bei den Luftblasen (Abb. 2a) variiert die Gewebespannung örtlich nach Stärke und Richtung im Einklang mit den durch die Form bedingten statischen Anforderungen (Abb. 3a, b, c, e). Das „Nachgeben des Füllgewebes" (nach Abb. 2b II/III) genügt nicht zur Erklärung der Blasenbildung.

3. Die Gewebespannung der Blasen ist wohl als zusätzliche Aussteifung gegen den Wasserdruck zu deuten; sie wird unterstützt durch die Derbheit der Wände, nicht aber durch ihre Luftfüllung.

4. Die Spannung ist nicht an antagonistische, abgesetzte Schichten gebunden, sondern erscheint als Gefälle (Abb. 6a) innerhalb der sog. Rinde (Abb. 5a). Vorherrschend ist dabei eine Kontraktionstendenz der inneren Zellagen (Abb. 4b und 6c); eine Dehnung der äußersten Lagen erfolgt höchstens in geringem Maße (Abb. 6b).

5. Die Verformung der Elemente liegt um 20%, der Verformungsdruck um 20 g/cm². Diese Werte können nur als Annäherungen gelten infolge innerer (Starrheit der Wand) und äußerer Widerstände (Reibung beim Einrollen) sowie Schwierigkeit der Präparation.

6. Da kein grober Mechanismus der Wasserverschiebung (Kohäsions- oder Quellungserscheinung) vorliegt, da ferner auch energisch quellende, entquellende und plasmolysierende Mittel die Spannung nicht entscheidend ändern, wird angenommen, daß sie durch elastische Verformung der Zellen während des Wachstums zustande kommt. Sie bleibt daher auch bei getötetem Gewebe abgeschwächt erhalten.

7. Übergänge bestehen zwischen Luftblasen, weichen Aufblähungen (Abb. 7a—d) und Konzeptakelständen (Abb. 7e). Sie gestatten, eine Homologie aller dieser Bildungen auszusprechen. Die Luftblasen stellen dabei die differenzierteste Stufe dar, die Aufblähungen die — teleologisch kaum zu deutende — Ausgangsform, die auch bei anderen *Fucus*-Arten auftritt.

8. Monströse Aufblähungen des Gesamtthallus (Abb. 9) werden als Analogon zum Schlauchtyp von Braunalgen (*Chorda*) angesehen. Diese Deutung wird gestützt durch den Nachweis einer gleichsinnigen Gewebespannung bei *Chorda* (Abb. 10). Auch andere systematische Merkmale der Braunalgen sind vielleicht durch Gewebespannung entwicklungsmechanisch deutbar.

Literatur.

BOWER, F. P.: Botany of the Living Plant. London 1923. — BÜNNING, E.: Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Berlin 1939. — CHEMIN, E.: Le *Fucus* vasicole de la baie de Touénès. Rev. Algol. **2**, 146 (1925). — COLLA, SILVIA: Variazioni del contenuto in O_2 nelle vesiche idrostatiche di alcune alghe brune. Atti Acad. naz. Lincei **11**, 614 (1930). Ref. Ber. ges. Biol. **15**, 568 (1930). — Su i gasi contenuti in alcune alghe brune. Atti Acad. naz. Lincei **13**, 232. Ref. Ber. ges. Biol. **18** (1931). — CZAJA, A. TH.: Die Fangvorrichtung der *Utricularia*-blase. Z. Bot. **14**, 705 (1921). — DANGEARD, P.: Traité d'Algologie. Paris 1933. — FÖRSTER, K.: Über Quellung und Permeabilität der Zellwände von *Rhizoclonium*. Planta (Berl.) **20**, 476 (1933). — GUTTENBERG, H. VON: Die Bewegungsgewebe. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V. 1. Abt., Teil 2. Berlin 1926. — HAUCK, F.: Die Meeresalgen Deutschlands und Österreichs. Leipzig 1885. — JOST, L.: Form- und Ortswechsel. In BENECKE-JOST, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. Jena 1923. — KÜSTER, E.: Über Gewebsspannungen und passives Wachstum bei Meeresalgen. Sitzber. Akad. Wiss. Berlin 1899 II, 819, 850. — Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911. — Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. Jena 1916. — Anatomie der Gallen. In Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. V/1, 1. Abt., Teil 3. Berlin 1930. — LAKOWITZ, K.: Die Algenflora der gesamten Ostsee. Danzig 1929. — LOTSY, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. I. Jena 1907. — NEWTON, L.: A Handbook of British Seaweeds. London 1931. — OLTMANNS, F.: Beiträge zur Kenntnis der Fucaceen. Bibl. Botanica. Cassel 1889. — Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., Bd. II. Jena 1922. — PANTANELLI, E.: Atmung der Meeresalgen. Ber. dtsch. bot. Ges. **32**, 488 (1914). — REINKE, J.: Über *Fucus vesiculosus*. Bot. Ztg **33**, 463 (1875). — Atlas deutscher Meeresalgen, H. 2. Berlin 1892. — RICHARD, J.: Les Aérocystes et les Boursouflures des *Fucus*. Rev. Algol. **2**, 136 (1925). — SCHUEPP, O.: Über den Nachweis von Gewebespannungen in Sproßspitzen, Ber. dtsch. bot. Ges. **35**, 703 (1917). — STOMPS, T. J.: Etudes topographiques sur la Variabilité des *Fucus vesiculosus*, *platycarpus* et *ceranoides*. Rec. Inst. Bot. Léo Errera. Bruxelles 8, 325 (1911). — THURET, G.: Etudes Phycologiques, herausgg. von BORNET. Paris 1878. — WUITNER, E.: Les Algues Marines des Côtes de France. Paris 1921.

Dr. KARL FÖRSTER, (3a) Schwaan i. M., Chemische Fabrik.

Planta, Bd. 38, S. 296—323 (1950).

Aus der Staatlichen Lehr- und Versuchsanstalt für Grünlandwirtschaft und Futterbau, Wehrda, Kr. Hünfeld (Leiter: Prof. Dr. W. Wilmanns).

Über Vegetationskarten als Hilfsmittel kausalanalytischer Untersuchung der Pflanzendecke.

Von

Werner Krause.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 10. Februar 1950.)

Die Frage nach den Gesetzen, unter denen sich in der freien Natur die Einzelpflanzen zur Pflanzendecke zusammenfügen, hat bisher weit mehr zu beschreibenden und deutenden Arbeiten angeregt als zu solchen, die eine Erklärung des Gesehenen im Sinne der Physiologie anstreben. Um die Aufmerksamkeit auf die Ursachen der Vegetationsbildung zu lenken, hat kürzlich Boysen Jensen (1949) unter dem Titel "Causal Plant-Geography" die Bedingungen formuliert, die erfüllt sein müssen, damit an einem bestimmten Punkte der Erdoberfläche eine bestimmte Pflanze zur gegebenen Zeit wachsen kann. Aus ihnen müssen die Aufgaben der nach Ursachen suchenden Vegetationsforschung abgeleitet werden. Die in ihrer allgemeinen Fassung sehr einfachen Bedingungen lauten:

1. Die Bilanz der Stoffproduktion muß aktiv sein.
2. Die Fortpflanzung muß auf unbegrenzte Zeit gewährleistet sein.
3. Schädigende Einflüsse besonderer Art, z. B. einer ungünstigen Jahreszeit, müssen überstanden werden.

Über diese Bedingungen hinaus entscheidet der Konkurrenzkampf, ob eine Pflanze an einem gegebenen Ort, an dem sie innerhalb ihres Verbreitungsgebietes für sich allein wachsen könnte, auch tatsächlich vorhanden ist. Als wesentlicher Faktor im Konkurrenzkampf wird von Boysen Jensen die Größe der Pflanzen betrachtet. Vielleicht ist es vorteilhafter, an Stelle des Ausdrucks „Größe", die genauere Formulierung „räumliche Struktur" zu setzen, in der die Größe einbegriffen ist.

Die unerläßliche Ausdehnung der Untersuchung auf alle diese Bedingungen erfordert so hohen Arbeitsaufwand, daß notgedrungen zunächst eine Beschränkung auf wenige charakteristische Arten erfolgen muß, deren Auswahl dem Bearbeiter große Verantwortung auferlegt. Es würde ein Außerachtlassen wesentlicher Erkenntnismöglichkeiten bedeuten, wenn von seiten der Vegetationsforschung eine solche umfassende Untersuchung *einzelner* Arten wegen ihrer geringen Exten-

sität für die Kenntnis der gesamten Pflanzendecke nicht für bedeutungsvoll gehalten würde, weil diese sich aus *vielen* Arten zusammensetzt. So glaubt auch der Verfasser dieses Aufsatzes, daß er durch die Beschäftigung mit einer einzigen, aber für bestimmte Vegetationstypen wichtigen Pflanze (*Carex humilis*, KRAUSE 1940) zu Ergebnissen gelangt ist, die zugleich auf ganze Pflanzengesellschaften und ihre ursächlichen Bindungen ein Licht werfen. Andererseits würde es ein Vorübergehen an einem wesentlichen Teile der Wirklichkeit bedeuten, wenn eine kausalanalytische Arbeit an der Pflanzendecke nicht auch die Tatsache des Nebeneinanderlebens vieler verschiedener Pflanzen im vollen Umfange berücksichtigte. Dieses Nebeneinander, das durch einen rücksichtslosen Konkurrenzkampf sein Gepräge erhält, führt zu einem über kürzere oder längere Zeit stabilen Gleichgewicht zwischen den Ausdehnungskräften der am gleichen Orte lebensfähigen Arten, die sich zu regelmäßig an ähnlichen Orten wiederkehrenden „Artenverbindungen" zusammenfügen. Diese sind der Gegenstand der Pflanzensoziologie geworden.

Da sich der Artenbestand der Flora von Land zu Land gleitend verschiebt, die abiotischen Bedingungen von Ort zu Ort, bei bewegtem Relief buchstäblich von Meter zu Meter wechseln, schließlich auch die Vorgeschichte der einzelnen Standorte verschieden sein kann, ist die Vielseitigkeit der Artenverbindungen außerordentlich groß. Sie wird sogar beinahe ins Uferlose vergrößert durch das Fehlen positiver Bindungen zwischen den verschiedenen Arten, was zu Gesellschaftsvermischungen und zur Existenzfähigkeit von Gesellschaftsbruchstücken führt, für die es Vergleichbares in der Biologie der Einzelorganismen nicht gibt.

Trotz solcher Ungebundenheit der Glieder von Pflanzengesellschaften entsteht aus dem Konkurrenzkampf und der Mannigfaltigkeit der Standorte kein Chaos, sondern eine Ordnung, die von jedem Beobachter mit um so größerer Verwunderung festgestellt wird, je mehr er sich um die Klärung der Grundlagen seiner Arbeit kritisch bemüht. Als Beispiel sei ein Satz ETTERS (1943, S. 11) zitiert: „Glücklicherweise zeigt es sich, daß in der Natur gewisse Artenkombinationen besonders häufig, oft durch andere Vegetation unterbrochen, aber hartnäckig immer wieder auftreten. Auf diese Erfahrung, welche die Beschreibung von Vegetationstypen erlaubt, ist die ganze Vegetationskunde aufgebaut." So ergibt sich die Spannung zwischen einer uferlos erscheinenden Mannigfaltigkeit und einer trotzdem ins Auge fallenden Ordnung in den Artenverbindungen als eine Grundeigenschaft der Vegetation.

Diese Feststellungen haben insofern Bezug zu der eingangs angeführten, von einem Physiologen gegebenen Wegweisung, als sie die Auswahl wohldefinierter Objekte berühren. Gerade die zu einer kausalanalytischen Untersuchung verlockenden, in der Pflanzendecke

dominierenden Arten gedeihen meist in mehreren so verschiedenen Artenverbindungen, d. h. unter so verschiedenen Standort- und Konkurrenzbedingungen, daß die Frage, warum eine solche Pflanze an einem bestimmten Orte wüchse, nicht in bezug auf die betreffende Spezies schlechthin, sondern nur in bezug auf diese Spezies innerhalb der jeweils gegebenen Artenverbindung beantwortet werden kann. Freilich ist es nicht unwahrscheinlich, daß eine physiologische Untersuchung zuletzt von der umgebenden Artenverbindung als einem bloßen Symptom der entscheidenden Kräfte wird absehen können, indem sie etwa nachweist, daß *Calluna vulgaris* auf den Sandflächen Nordwestdeutschlands mit ihrem „Calluneto-Genistetum", auf den Sandsteinbergen der Mittelgebirge mit ihrer „*Calluna-Antennaria*-Assoziation" und auf den „*Calluna*-Stadien" der trockengelegten Hochmoore, wenn ausschließlich nach Ursache und Wirkung gefragt wird, überall den gleichen Beziehungen zwischen ihrer spezifischen Konstitution und gewissen Außenfaktoren untersteht, die unter äußerlich verschiedener Verkleidung sich immer wiederholen. Solche Generalisierung einer aus vielen Individualitäten bestehenden Mannigfaltigkeit stellt sogar das eigentliche Ziel der Forschung dar und darf nicht als Zufallsergebnis betrachtet werden.

In diesem Zusammenhang sei auf die überaus merkwürdige zwiespältige Verbreitung der Charakterarten des zuerst von KOCH (1925) beschriebenen, zu einer der bestbekannten Pflanzengesellschaften gewordenen Molinion coeruleae hingewiesen, zu denen unter anderem *Laserpitium pruthenicum*, *Selinum carvifolia*, *Iris sibirica*, *Molinia coerulea*, *Serratula tinctoria*, *Gladiolus paluster*, *Galium boreale*, *Succisa pratensis*, *Cnidium venosum* gehören. Diese Pflanzen wachsen gemeinsam auf Flachmooren in Gesellschaft von *Carex panicea*, *Equisetum palustre*, *Phragmites communis*, *Epipactis palustris* und vielen anderen Sumpfpflanzen, finden sich aber auch in trockenen Eichenwäldern Osteuropas zusammen, wo sie neben *Geranium sanguineum*, *Polygonatum officinale*, *Potentilla alba*, *Pteridium aquilinum*, *Convallaria maialis* stehen. Diese Erscheinung, auf die zuerst PREISING (1943) aufmerksam gemacht hat, fordert dazu heraus, nach den wirklichen Ursachen des Zusammenhaltens der Moliniongruppe unter den äußerlich grundverschieden aussehenden Umweltbedingungen des Kalkflachmoores und des trockenen Eichenwaldes zu suchen.

Doch kann eine Generalisierung nur erreicht werden, wenn zuvor die Individualitäten deutlich und vollzählig erkannt sind. Zu diesen gehören außer den Spezies auch die regelmäßig sich wiederholenden Artenverbindungen der Pflanzengesellschaften, deren Realität allen mit der Pflanzendecke Vertrauten so gewiß ist, daß Meinungsverschiedenheiten immer nur die Methoden ihrer Umgrenzung und Benennung betreffen. Daß hinsichtlich dieser Methoden verschiedene Auffassungen

gleichberechtigt nebeneinander bestehen können, ohne daß dadurch die Glaubwürdigkeit des Ganzen erschüttert zu werden braucht, ergibt sich aus dem hohen Grade der den Artenverbindungen von Natur aus innewohnenden Unbestimmtheit.

Die Mannigfaltigkeit der Artenverbindungen erfordert es, in der Darstellung der Pflanzengesellschaften den höchsten Grad der Übersichtlichkeit anzustreben, damit über das bloße Registrieren zahlloser Einzelfälle hinaus zur Kenntnis des Typischen gelangt werden kann. Hierzu gehört zunächst die mit statistischen Methoden durchzuführende, zu einer virtuosen Technik gewordene Umgrenzung der Artenverbindungen, die hier zu behandeln nicht der Platz ist, und zweitens die Darstellung des räumlichen Gefüges der Pflanzendecke durch pflanzensoziologische Karten, über deren Bedeutung als Hilfsmittel kausalanalytischer Vegetationsuntersuchung im folgenden berichtet werden soll.

Ein nicht zu beseitigendes Hemmnis für das Aufsuchen der Ursachen der Vegetationsbildung liegt in der Langsamkeit der Vorgänge, die vom zufällig zusammengewürfelten Artengemisch junger Pflanzensiedlungen zum ausgewogenen Gesellschaftsmosaik der gereiften Vegetation führen. Meist reicht die Dauer eines Menschenlebens nicht aus, hier wirkliche *Vorgänge* wahrzunehmen, weshalb häufig der immer fragwürdige Ausweg eingeschlagen wurde, aus gleichzeitig nebeneinanderstehenden, während des Zeitraumes der Beobachtung ruhenden Stadien auf den Ablauf langwieriger Vorgänge zu schließen. Eine Vegetationskarte vermag hier für die Zukunft Abhilfe zu schaffen, indem sie die Pflanzendecke so genau abbildet, daß auch nach Ablauf eines langen Zeitraums, in dem meßbare Veränderungen am gleichen Objekt eingetreten sind, ein neuer Beobachter einen sicheren Vergleich mit früheren Zuständen durchführen kann.

Abb. 1 zeigt die Vegetationskarte eines Flurstücks aus dem Werratal, das nach Aussagen der Besitzer seit etwa 1941 durch salzhaltige Abwässer überschwemmt wird, die eine Umwandlung der ursprünglichen Wiesenvegetation in Halophytenbestände bewirkten. Die im Herbst 1949 aufgenommene Karte läßt eine mit dem Relief, d. h. mit Dauer und Stärke der Überflutung gekoppelte Zonierung erkennen, die vom *Scirpus maritimus* — Brackröhricht (Abb. 1, Sign. 6)[1] an den tiefstgelegenen Stellen über eine *Atropis distans* — Zone (Sign. 7 und 8) zu einer *Trifolium fragiferum* — *Potentilla anserina* — Weide (Sign. 9) an den erhöhten Rändern der versalzten Mulde reicht, an die sich noch weiter nach oben hin halophytenfreie Wiesen der Verbände *Calthion*

[1] Die Nomenklatur der Pflanzengesellschaften folgt im wesentlichen Tüxen (1937), gelegentlich auch Knapp (1949). Einige bisher nicht benannte Gesellschaften wurden mit eigenen, provisorischen Namen belegt.

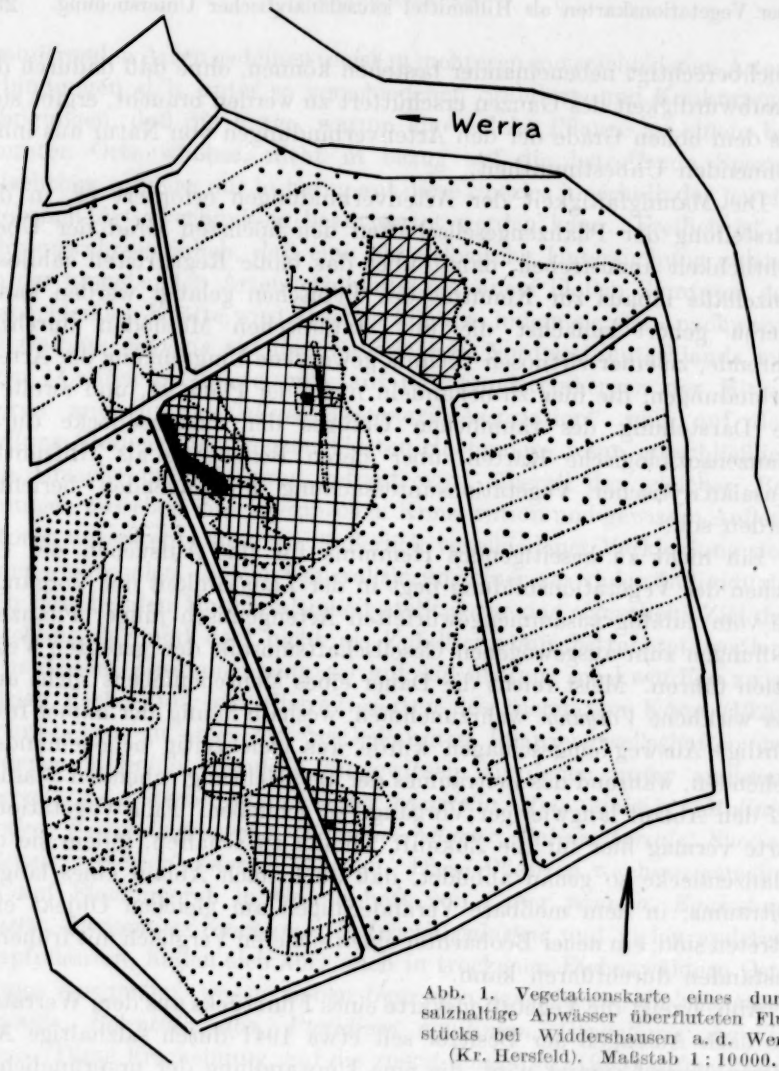


Abb. 1. Vegetationskarte eines durch salzhaltige Abwässer überfluteten Flurstücks bei Widdershausen a. d. Werra (Kr. Hersfeld). Maßstab 1 : 10000.

Nicht versalzt:

1. *Calthion palustris* (feucht bis naß)
2. *Silaëtum flavescentis* (wechselfeucht)
3. *Arrhenatherion elatioris* (trocken)

Frisch mit Salzwasser überflutet:

4. *Agrostis alba prorepens* einseitig vorherrschend
5. Wie vorige, mit eingestreuten Wiesenpflanzen, insbesondere *Festuca pratensis*

Ältere Salzstellen:

6. *Scirpus maritimus* — Brackröhricht
7. *Atropis distans* — Reinbestände. Das Kreuz bezeichnet den Fundort von *Aster tripolium*.
8. Wie vorige mit reichlich *Triticum repens*
9. *Trifolium fragiferum* — *Potentilla anserina* — Weide
10. Wie vorige, Übergang zur Sig. 2
11. Kümmerndes Brackröhricht mit vorherrschendem *Alopecurus geniculatus*

Ohne Signatur: Äcker, Gärten, Wege

und *Arrhenatherion* (Sign. 1—3) anschließen. Trotz großer Ausdehnung geeigneter Standorte war 1949, wie angesichts des jungen Alters der Versalzung nicht verwundert, die Zahl halophiler Arten gering. In Massenwuchs traten nur *Scirpus maritimus*, *Atropis distans* und *Trifolium fragiferum* auf. Daneben machten sich einige auch an salzfreien Stellen gut gedeihende, offensichtlich gegen einen schwachen Salzgehalt nicht empfindliche Arten breit, besonders *Agrostis alba prorepens*, *Juncus compressus*, *Triglochin palustris*, *Triticum repens*, *Potentilla anserina* sowie Formen von *Plantago maior*, *Atriplex hastatum* und *Lotus corniculatus*.

Zwei weitere Halophyten, *Triglochin maritima* und *Aster tripolium*, zeigten sich in einer auffällig niedrigen Individuenzahl, obwohl ihnen die Standorte günstige Bedingungen bieten dürften. Von *Triglochin maritima* wurden rund sechs, von *Aster tripolium* ein einziges, kleines blühendes Exemplar gefunden. Die Zahl der *Triglochin*-Pflanzen kann nur auf Grund einer flüchtigen Schätzung angegeben werden. Nach dem *Aster*-Fund erfolgte eine genaue Nachsuche, deren Ergebnis es wahrscheinlich macht, daß im Herbst 1949 im ganzen Untersuchungsgebiet kein zweites Stück zum Blühen kam. Es liegt nahe, in dieser *Aster*-Pflanze den ersten, soeben eingewanderten Pionier der Spezies an der neuentstandenen Salzstelle zu erblicken, dessen weitere Ausbreitung zu verfolgen eine reizvolle Aufgabe darstellt. Der Fundort (Sign. 7) ist in Abb. 1 verzeichnet.

Von den bisher erwähnten versalzten Flächen weichen einige weitere, gleichfalls in Abb. 1 bezeichnete Stellen ab, die sogar im trockenen Herbst 1949 von salzigem Wasser bedeckt waren. In ihnen herrschte zur Zeit der Aufnahme *Agrostis alba prorepens* (Sign. 4 und 5), neben der andere Pflanzen entweder fehlten oder nur in geringen Mengen vertreten waren. Nach Aussagen der Anlieger befindet sich hier der augenblickliche Schwerpunkt der Versalzung, die an diesen Stellen erst später eingesetzt hat als in der Umgebung. Es ist also wahrscheinlich, daß hier die Vegetation noch im Anfang ihrer Umbildung steht. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß im September 1949 die vorherrschende *Agrostis prorepens* auf großen Flächen abgestorben zu sein schien, so daß vielleicht schon im nächsten Jahre die in der Nachbarschaft reichlich fruchtenden *Scirpus maritimus* und *Atropis distans* Platz zum Keimen finden werden.

Ein Gegenstück zu diesen sich neu bildenden, mit frischem Salzwasser reichlich versorgten Halophytengesellschaften stellt eine kleine Wiese im Nordosten des kartierten Gebietes dar (Sign. 11), in der eine halophile Vegetation offensichtlich im Abbau begriffen ist. Hier vegetierten zur Zeit der Kartierung die Charakterarten des Brackröhrichts *Scirpus maritimus* und *Sc. Tabernaemontani* in zahlreichen

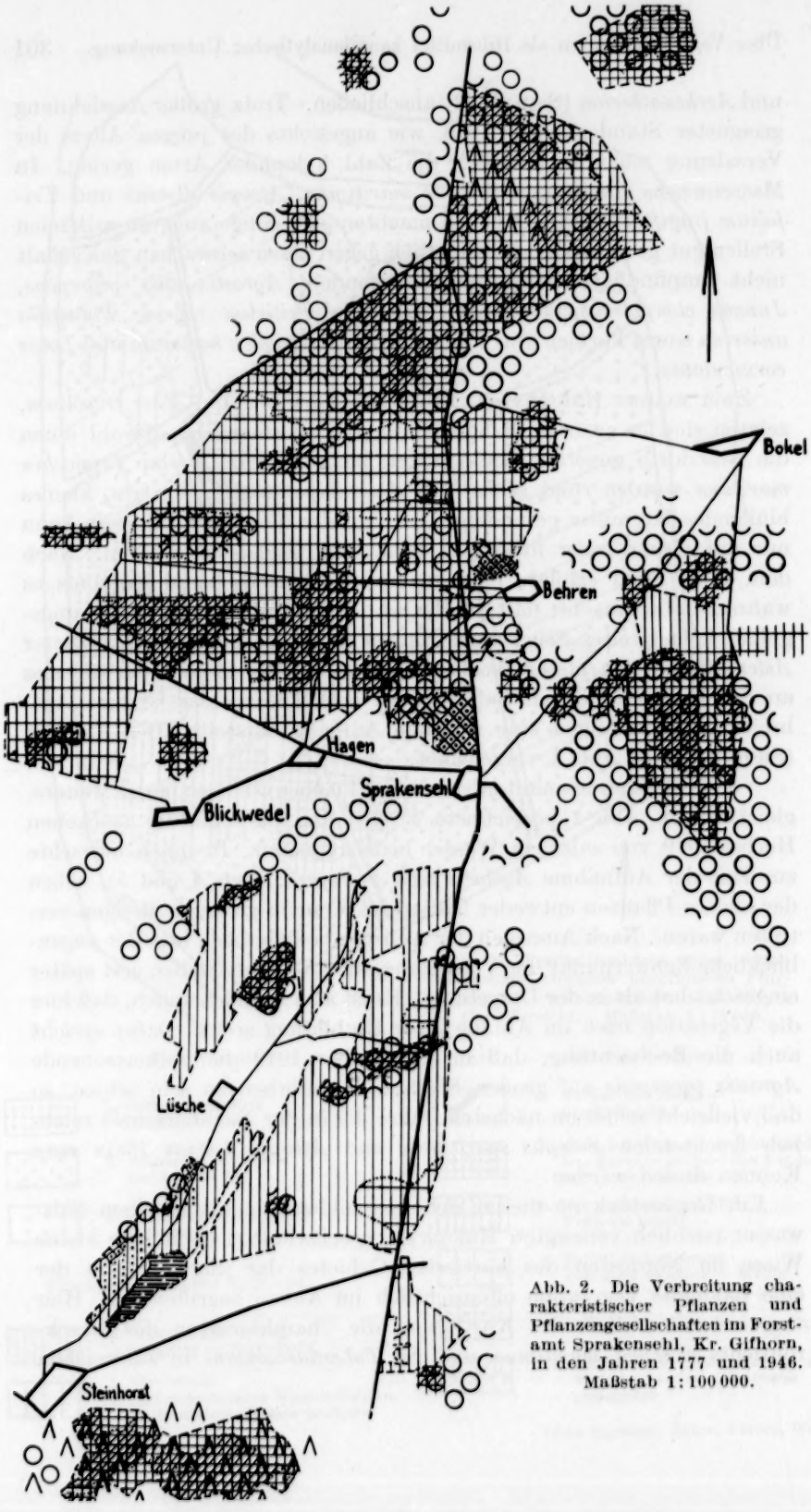


Abb. 2. Die Verbreitung charakteristischer Pflanzen und Pflanzengesellschaften im Forstamt Sprakensehl, Kr. Gifhorn, in den Jahren 1777 und 1946. Maßstab 1:100 000.

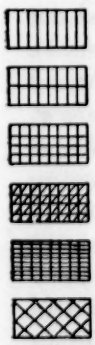
Kümmerexemplaren, bedrängt von einem dichten Rasen von *Alopecurus geniculatus*. Die tiefliegende, im Herbst 1949 trockene Stelle erweckte ihrem Relief zufolge den Anschein, als ob sie gelegentlich auf längere Zeit überflutet würde, womit die Lebensbedingungen für reines Brackröhricht gegeben wären. Im Augenblick der Kartierung waren jedoch infolge Austrocknung und Entsalzung andere, weniger halophile Pflanzen begünstigt, von denen die Salzbinsen unterdrückt wurden.

Alle hier angedeuteten Vegetationsveränderungen, das Neuauftreten und die Ausbreitung bestimmter Arten ebenso wie das Verschwinden anderer werden sich in den folgenden Jahren mit Hilfe der Vegetationskarte in bezug auf die Zeitabläufe und die räumliche Ausdehnung mit einem Grade quantitativer Genauigkeit verfolgen lassen, an den ohne kartenmäßige Darstellung nicht zu denken wäre. Eine solche eindeutige Registrierung der Vegetationsveränderungen wird zugleich den Blick auf die zugrunde liegenden Ursachenzusammenhänge lenken, im vorliegenden Falle ganz besonders darauf, mit welcher Schnelligkeit die spezifische Expansionskraft der einzelnen Arten neu entstehende Siedlungsräume auszufüllen vermag.

Abb. 2 gibt ein Beispiel, das an zwei übereinandergezeichneten Karten den Ablauf einer Vegetationsentwicklung über einen bemerkenswert langen Zeitraum zu verfolgen gestattet. Diese Abbildung vereinigt je einen Auszug aus der 1946/47 aufgenommenen Vegetationskarte eines Forstamtes in der Lüneburger Heide (Krause 1949) und einer aus dem Jahre 1777 stammenden, sehr genauen topographischen Karte des gleichen Gebietes, in der die vor 170 Jahren bestehende Umgrenzung von Wald, Heide, Moor und Acker zu erkennen ist.

Legende zu Abb. 2.

Signaturen der Vegetationskarte von 1946 (nach Krause 1949).



1. Reiner Moos-Kiefernforst
2. Kiefernforst mit *Vaccinium myrtillus* in geringer Menge
3. Laubholz-Kiefernforst mit dominierendem *Vaccinium myrtillus*
4. Laubholz-Kiefernforst mit *Pteridium* und *Vaccinium myrtillus*
5. Frischer Buchenmischwald und feuchter Eichen-Hainbuchenwald
6. Eichenforst mit *Viola Riviniana*

Signaturen der topographischen Karte von 1777[1].

7. Laubwald
8. Nadelwald
9. Acker
10. Moor, gleichzeitig „Fichten-Kiefernforst mit *Sphagnum*" der Vegetationskarte von 1946

[1] Sofern die 1946 kartierten Flächen keine der rechts angegebenen Signaturen zeigen, trugen sie 1777 Heide.

Im 19. Jahrhundert wurden die ehemals sehr großen Heiden mit Nadelholz aufgeforstet, so daß die vorher bestehenden Wälder heute als Inseln in einem nahezu geschlossenen Forst erscheinen. Abb. 2 zeigt auf den ersten Blick so hohe Übereinstimmung der übereinandergezeichneten Signaturen alter und heutiger Vegetation, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Waldgeschichte und dem jetzt bestehenden Mosaik der Pflanzendecke angenommen werden muß.

Am größten ist die Übereinstimmung bei *Pteridium aquilinum* (Sign. 4), das im ganzen 60 qkm großen Forstamtsbezirk Sprakensehl in keinem einzigen Falle in einer jungen Heideaufforstung gefunden wurde, das aber mit wenigen Ausnahmen alle 1777 verzeichneten Wälder (Sign. 7 und 8) besiedelt. Besonders bemerkenswert sind die kleinen bis winzigen Bestände des Adlerfarnes im Südteil des Reviers, die anläßlich der Kartierung innerhalb der riesigen nackten Kiefernforsten zuerst als große Merkwürdigkeiten auffielen, die sich aber nach Bekanntwerden der Zusammenhänge der allgemeinen Gesetzmäßigkeit einordneten, wonach im Untersuchungsgebiet der Adlerfarn nur auf alten Waldstandorten zu erwarten ist, mag dieser alte Wald ehemals auch nur ein kleiner Immenbusch in der freien Heide gewesen sein.

Ähnliches, wenn auch mit gradueller Abweichung, zeigt *Vaccinium myrtillus*. Die Heidelbeere hat ihr Verbreitungszentrum gleichfalls im Bereich des alten Waldbodens (Sign. 3 und 4), wo sie gegenwärtig, sofern nicht gerade ein Fichtenreinbestand oder ein Stangenholz jeglichen Unterwuchs unterdrückt, in geschlossenem, üppigem und hohem Wuchs gedeiht. Sie findet sich auch in Heideaufforstungen (Sign. 2), zeigt hier aber geringere Massenentfaltung und hat es an vielen Stellen nur zu vereinzelten Kümmerpflanzen gebracht. Das Kartenbild erweckt die Vorstellung, daß die Ausbreitung von den im Norden des Reviers liegenden großen Siedlungszentren der Pflanze ausgegangen sein muß. Die Heidelbeere hat die Nordhälfte des kartierten Gebietes bereits in lockerer Streuung (Sign. 2) überzogen, sie fehlt jedoch im allergrößten Teil der von ihren Verbreitungszentren entfernt liegenden Südhälfte (Sign. 1).

Mit *Pteridium* und *Vaccinium myrtillus* gekoppelt, was in Abb. 2 nicht dargestellt ist, sind die Laubbäume, besonders *Quercus robur*, *Betula verrucosa*, *Populus tremula*, in geringerem Umfange auch *Fagus silvatica* und *Carpinus betulus*. Während in den Heideaufforstungen, von ganz unbedeutenden Ausnahmen abgesehen, kein Laubbaum im Bestand vorkommt, fallen die genannten Bäume sogleich ins Auge, sobald der Bereich eines der 1777 verzeichneten Wälder betreten wird. Nicht selten sind hier bis zur Gegenwart reine Laubbestände vom Habitus des „Bauernbuschs" erhalten geblieben, die in schärfstem Gegensatz zum angrenzenden Nadelforst stehen. Aber auch in den Parzellen, in denen durch die Forstwirtschaft ehemaliger Laubwald in Kiefernforst

verwandelt wurde, finden sich noch so viele unterständige Eichen, Birken und Rotbuchen, daß ein solcher Bestand schon von weitem von den Heideaufforstungen absticht. Für Adlerfarn und Heidelbeere ist es ohne Bedeutung, ob an ihren Standorten gegenwärtig Eiche oder Kiefer vorherrscht. Unter beiden können sie in Massenwuchs gedeihen. Nur unter Fichtenreinbeständen verschwindet jegliches Relikt des alten Zustandes. Doch wurde sogar in einem Falle, wo zunächst inmitten eines Stangenholzes alles Suchen nach Zeugen des ehemaligen Laubwaldes vergeblich erschien, eine alte Eiche gefunden, unter der sich Adlerfarn und Heidelbeere hatten erhalten können.

Aus Beobachtungen dieser Art, deren Gültigkeitsgrad kein Hilfsmittel besser zu beurteilen gestattet als eine Vegetationskarte, ergeben sich sogleich entscheidende Fragen hinsichtlich der Ursachen solcher auffallenden Erscheinungen. Bei der Heidelbeere liegt die Annahme nahe, daß die Einwanderung in den neuentstandenen Wald wohl begonnen hat, daß aber der Zeitraum von 60—100 Jahren, der seit dem Einsetzen großzügiger Heideaufforstungen verstrichen ist, noch nicht ausreichte, um dichte Heidelbeerteppiche zu schaffen. Eine Beantwortung dieser Frage dürfte verhältnismäßig leicht sein, da es gelingen müßte, aufgeforstete Heiden ausfindig zu machen, die eine oder zwei Baumgenerationen mehr tragen als die in Sprakensehl kartierten.

Das Verhalten des Adlerfarns erweckt dagegen die Vorstellung, daß die aufgeforstete Heide sich in ihrer Standortqualität vom alten Waldboden so tief unterscheidet, daß die Pflanze in der ersten keine zusagenden Lebensbedingungen findet. Die Ursachen könnten bei den standortverschlechternden Einflüssen der Verheidung gesucht werden, deren auffälligstes Ergebnis der Ortstein darstellt. Tatsächlich ist im Untersuchungsgebiet der Boden unter denjenigen Waldbeständen, die mindestens seit 200 Jahren, wahrscheinlich sogar noch länger ununterbrochen Baumwuchs trugen, in bezug auf Humusform und Gehalt an zersetzbaren Silikaten viel günstiger für den Pflanzenwuchs als der ausgewaschene, ortsteinhaltige, von Rohhumus bedeckte Boden der Heideaufforstungen.

Diese Feststellungen führen zu der weiteren Frage, ob die gegenwärtig zu beobachtenden Unterschiede der Standortqualitäten ausschließlich Folgen der vom Menschen verursachten Verheidung großer Flächen darstellen, oder ob das anthropogene Mosaik von Wald und Heide, das die Karte von 1777 zeigt, bereits vor dem Eingreifen des Menschen in Gestalt primärer Bodenunterschiede vorgezeichnet war. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß auf den Standorten, die ihrer geologischen Herkunft nach von Anfang an die ärmsten waren, der Baumwuchs zu Zeiten rücksichtsloser Abholzung so wenig Regenerationskraft

aufbrachte, daß er endgültig verschwand und der Heide Platz machte, während auf den von Natur aus nährstoffreichen Standorten der Wald sich immer wieder verjüngen konnte und kontinuierlich erhalten blieb.

Auf die spezielle Lösung dieser Fragen einzugehen, würde hier zu weit führen. Wohl aber sollte auf die klaren Problemstellungen hingewiesen werden, die sich aus den Befunden der in Abb. 2 wiedergegebenen Karte ergeben und die schon dadurch, daß sie als Fragen formuliert werden, eine Förderung kausalanalytischer Vegetationsuntersuchung bedeuten.

Auch die Betrachtung von Vegetationskarten ohne Berücksichtigung historischer Abläufe, die ja notgedrungen solange außer acht gelassen werden müssen, solange ältere Vergleichsdarstellungen fehlen, führt näher an die Lösung der Frage heran, warum an bestimmten Plätzen bestimmte Pflanzen wachsen. Der Ansatzpunkt zu solchen Einsichten besteht im Deutlichwerden des Mosaiks bestimmter Pflanzengesellschaften und seiner immer wieder überraschenden Gesetzmäßigkeit. Derartigen Beobachtungen wurde besonders in großräumigen Tropenländern systematisch nachgegangen, weil sie bei deren Erschließung hervorragende Bedeutung gewinnen, worüber C. TROLL (1939) umfassend referiert hat. In Deutschland stellten die zumeist unveröffentlicht gebliebenen Arbeiten der Zentralstelle für Vegetationskartierung (Leiter: Prof. Dr. TÜXEN) Gesetzmäßigkeiten im Muster des Vegetationsteppisch klar, die sich am kürzesten dahin zusammenfassen lassen, daß nicht jede der in einem größeren Gebiet existenzfähigen Pflanzengesellschaften an beliebige andere grenzen kann, sondern daß in der Nachbarschaft der einen immer nur ganz bestimmte andere auftreten („Kontaktgesellschaften", TÜXEN 1942). Ein hierher gehörendes ausführliches Beispiel wurde auch durch MEUSEL (1939, farbige Kartenbeilage) veröffentlicht.

Besonders deutlich lassen sich die Bindungen zwischen verschiedenen Pflanzengesellschaften an Quellen, Sümpfen und Wasserläufen erkennen, zumal wenn deren Ausdehnung so gering ist, daß sie von allen Seiten durch trockene Standorte *einheitlicher* Beschaffenheit begrenzt werden. In Abb. 3 sind hierzu Beispiele gegeben. Zunächst fallen die zahlreichen, auf einen kleinen Geländeausschnitt beschränkten Flächen der Moorgesellschaft des *Ericetum tetralicis* (Sign. 11) auf, die als waldfreie Fenster inmitten eines Kiefern-Fichtenforstes (Sign. 10) liegen, der sein soziologisches Gepräge durch große *Sphagnum*-Polster erhält. Im ganzen Forstamtsbezirk Sprakensehl, von dem Abb. 3 einen kleinen Ausschnitt zeigt, fand sich das *Ericetum*, dessen Charakterarten *Erica tetralix, Narthecium ossifragum, Iuncus squarrosus, Trichophorum caespitosum, Sphagnum compactum* und *Hypnum imponens* in hoher

Gesellschaften des reinen, trockenen Quarzsandes.

1. Reiner Moos — Kiefernforst

2. *Epilobium angustifolium — Senecio silvaticus* — Kahlschlaggesellschaft, reine Ausbildung

Gesellschaften des reinen, feuchten Quarzsandes.

3. Kiefernforst mit *Molinia coerulea*

4. *Molinia coerulea* — Kahlschlag

Gesellschaften des anlehmigen, trockenen Sandes.

5. Eichenforst mit *Viola Riviniana*

6. Kiefernforst mit *Dryopteris spinulosa*

7. *Epilobium — Senecio silvaticus* — Gesellschaft mit *Rubus* und *Calamagrostis epigeios*.

Gesellschaften des anlehmigen, feuchten Sandes.

8. Eichen — Birkenwald mit *Pteridium* und *Molinia*

9. *Carex canescens — Agrostis canina* — Gesellschaft

Torfbewohnende Gesellschaften.

10. Fichten — Kiefernforst mit *Sphagnum*

11. *Ericetum tetralicis*, darin Wildsuhlen mit *Rhynchosporetum*

Signaturen der topographischen Karte von 1777[1].

12. Laubwald

13. Acker

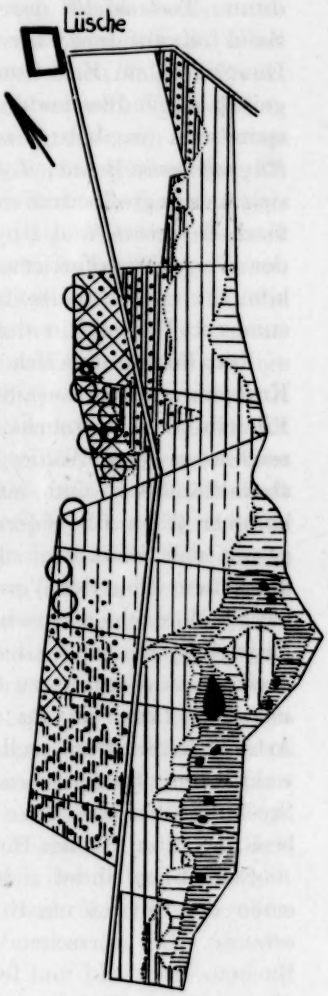


Abb. 3. Kontakt- und Ersatzgesellschaften innerhalb junger Heide- und Ackeraufforstungen der norddeutschen Ebene (Forstamt Sprakensehl, Kr. Gifhorn). Maßstab 1 : 30 000.

[1] Der Fundort des Fichten-Kiefernforstes wurde 1777 als Moor verzeichnet. Alle übrigen Flächen trugen 1777 Heide.

Vollzähligkeit angetroffen wurden, nur hier, im Kontakt mit dem einzigen Standort des nassen Torfmoos-Fichtenforstes. Innerhalb des Ericetums suhlt sich das Wild mit Vorliebe, zerstört dabei auf Flächen von mehreren Quadratmetern die Pflanzendecke, verwühlt auch die dünne Torfschicht des Ericetums und legt den darunter lagernden Sand frei, auf dem während des Winters eine dünne Wasserschicht ruht. Die Suhlen im Ericetum sind der Standort einer im Untersuchungsgebiet nirgendwo anders auftretenden Moorgesellschaft, des Rhynchosporetums (in Abb. 3 mit Sign. 11 vereinigt), dessen Charakterarten *Rhynchospora fusca*, *Lycopodium inundatum* und *Drosera intermedia* sich hier in großer Individuenzahl zusammenfinden. *Sphagnum*-Fichtenforst, Ericetum und Rhynchosporetum werden nach den Ergebnissen der Vegetationskartierung im Untersuchungsgebiet als ein Mosaikkomplex von Pflanzengesellschaften aufgefaßt, deren jede mit besonderer Vorliebe in der Nachbarschaft der anderen auftritt.

Im Forstamtsbezirk Sprakensehl besteht daneben ein analoger Komplex anderer Zusammensetzung, der in Abb. 3 gleichfalls in einem Einzelbestand auftaucht. Er ist immer in einen jener schon 1777 verzeichneten alten Wälder eingebettet, für die Adlerfarn und Heidelbeere charakteristisch sind und in denen heute noch Eiche und Birke vorkommen (Sign. 12). Sofern in solchen Wäldern feuchte Senken auftreten, gesellt sich *Molinia coerulea* zum Adlerfarn (Sign. 8) und kennzeichnet die äußere Zone der Vernässung, an die sich nach innen zu gleichfalls häufig Wildsuhlen anschließen. In diesen Suhlen wächst niemals das Rhynchosporetum, sondern stets die *Carex canescens — Agrostis canina* — Assoziation (Sign. 9), zu der außer den namengebenden Pflanzen *Carex stellulata, Carex inflata* und *Sphagnum recurvum* als kennzeichnende Arten gehören. Der Gesellschaftskomplex des Adlerfarn — Eichen-Birkenwaldes und der *Carex canescens — Agrostis canina*-Ass. tritt in weiter Streuung über das ganze Revier auf, entsprechend der disjunkten Verbreitung alter Eichen-Birkenwälder.

Schließlich findet sich in einem kleinen Teilgebiet ganz im Nordosten des Reviers ein dritter Komplex nochmals anderer Zusammensetzung. Die herrschenden Waldgesellschaften sind hier artenreicher Buchen-Mischwald und feuchter Eichen-Hainbuchenwald mit Pflanzen, die im übrigen Untersuchungsgebiet fehlen, z. B. *Maianthemum bifolium, Luzula pilosa, Asperula odorata.* Innerhalb dieser Waldgesellschaften, deren Verbreitung sich aus Abb. 2 (Sign. 5, nur am oberen Rande der Abb. 2) ergibt, fand sich eine von Erlen gesäumte Suhle mit einer großen Herde von *Aspidium thelypteris*, der einzigen mit diesem Bewuchs, die im ganzen Revier angetroffen wurde. Diese Stelle ist als ein Fragment des Erlenbruchwaldes (Alnetum glutinosae) aufzufassen. In der Nachbarschaft entspringen zwei Quellen, an denen die Differen-

tialarten einer Subassoziation des Erlenbruchs (Alnetum glutinosae cardaminetosum) wachsen, die gleichfalls nur hier bemerkt wurden.

Abb. 4 gibt innerhalb der Darstellung eines vielgestaltigen Vegetationsmosaiks zwei weitere Beispiele entsprechender Gesellschaftskomplexe aus der Hohen Rhön. Auf der kartierten Fläche stoßen mittlerer Buntsandstein einerseits, kalkreiches, von Muschelkalk überlagertes Röt andererseits mit einer scharfen, durch einen Talgrund markierten Grenze aneinander, die gleichzeitig eine schroffe Vegetationsgrenze darstellt. Die Verteilung des Gesteinsuntergrundes im kartierten Gebiet zeigt Abb. 5. Auf dem Sandstein wächst feuchte Heide (Sign. 12) mit *Nardus*, *Arnica*, *Sieglingia*, *Calluna*, *Galium saxatile*, *Iuncus squarrosus*, *Pedicularis silvatica*, auf dem Röt eine üppige Weidegesellschaft mit *Lolium perenne*, *Festuca pratensis*, *Sanguisorba minor*, *Carum carvi*, *Plantago media*, *Cirsium acaule* und anderen Kalkpflanzen (Sign. 22), die an Steilhängen in eine lückige, moosreiche Variante (Sign. 18) übergeht.

Innerhalb der *Nardus*-Heide und der *Lolium*-Weide bilden quellige Stellen, deren Wasser sich in Rinnsalen sammelt, je einen charakteristischen, immer wiederkehrenden Gesellschaftskomplex. Im Gebiet der *Nardus*-Heide hat sich auf den Austrittsstellen des Hangdruckwassers eine Ausbildungsform der *Carex canescens* — *Agrostis canina* — Gesellschaft (Sign. 23) angesiedelt, die durch hohen Anteil von *Sphagnen* vor den bereits erwähnten Beständen der gleichen Gesellschaft im Eichen-Birkenwald der Lüneburger Heide ausgezeichnet ist und an Blütenpflanzen *Carex canescens*, *Eriophorum angustifolium*, *Carex fusca*, *Drosera rotundifolia* und *Viola palustris* beherbergt. Große Quellflächen tragen außerdem Gehölze von *Alnus glutinosa* (Sign. 2), die dem *Dryopteris spinulosa*-Erlenbruch (Jahn 1948) angehören. Diese für nährstoffarme, sandige Stellen charakteristische Waldgesellschaft vereint Pflanzen der feuchten Wiesen (z. B. *Cirsium palustre*, *Iuncus effusus*, *Ranunculus repens*) mit Arten der Eichen- Birkenwälder (z. B. *Holcus mollis*, *Galium saxatile*, *Dryopteris spinulosa*, *Rubus fruticosus coll.*). Die Rinnsale, in denen sich das Wasser der quelligen Flächen sammelt, bieten der dritten typischen Gesellschaft des Komplexes, einem artenarmen Bachröhricht mit großen Polstern von *Montia rivularis* und *Cardamine amara* (in Sign. 23 enthalten) den passenden Standort.

In den Quellsümpfen der gegenüberliegenden Talseite wölben sich, dem gegensätzlichen Gesteinsuntergrund entsprechend, üppige Polster kalkliebender Moose wie *Philonotis calcarea*, *Drepanocladus revolvens*, *Cratoneuron filicinum*, *C. commutatum*, neben denen Blütenpflanzen mit ähnlichen Standortansprüchen, z. B. *Carex Davalliana*, *Eriophorum latifolium* und *Carex glauca* (Sign. 25) gedeihen. Die zum Talgrund abfließenden Rinnsale sind hier von einer Ausbildungsform des Bachröhrichts gesäumt, die sich durch große Horste von *Iuncus glaucus*

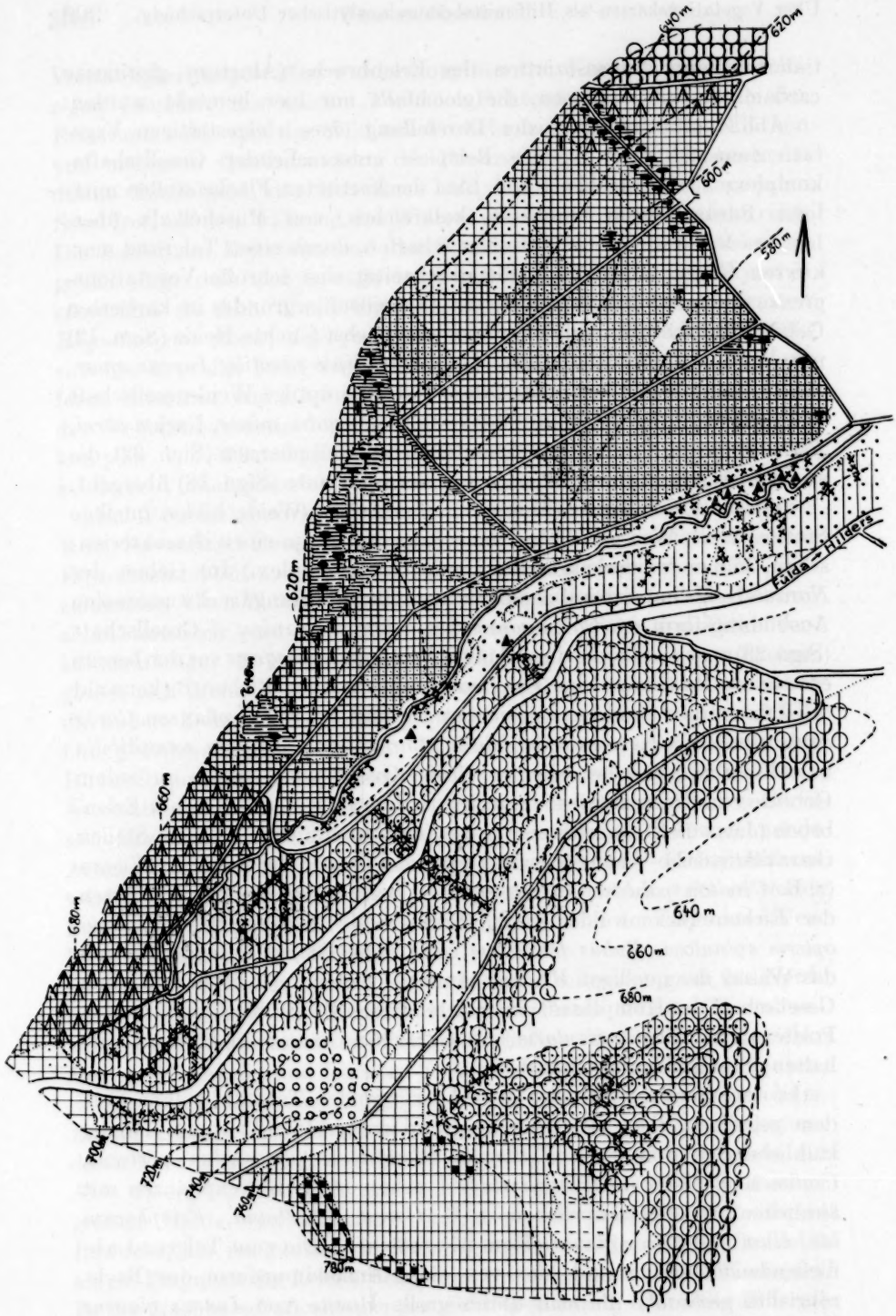


Abb. 4. Kontakt- und Ersatzgesellschaften einer Mittelgebirgslandschaft mit stark wechselndem Gestein (Westteil der Gemarkung Dietges, Kr. Fulda). Maßstab 1 : 12500.

Legende zu Abb. 4.

Sandstein

Wälder.

1. Fichtenforst, nackt oder mit *Vaccinium myrtillus, Oxalis* und *Dryopteris spinulosa.*

2. *Dryopteris spinulosa* — Alnetum.

3. *Dentaria bulbifera* — *Fagetum* mit *Mercurialis perennis*

4. *Luzula nemorosa* — *Fagetum.*

4a. *Agrostis vulgaris* — Randaushagerung der Fageten.

5. *Acereto* — *Fraxinetum* mit *Lunaria rediviva.*

6. *Dentaria* — *Fagetum* mit Farnen.

7. *Dentaria* — *Fagetum* mit *Mercurialis perennis.*

8. *Dentaria* — *Fagetum* mit *Elymus europaeus.*

9. *Dentaria* — *Fagetum* mit *Asarum* und *Carex montana*

10. *Dentaria* — *Fagetum* mit *Luzula nemorosa.*

11. *Stachys silvat.* — Variante wasserzügiger Stellen der Fageten.

Magerrasen.

12. *Nardus stricta* — *Iuncus squarrosus* — Heide.

13. Heide mit starkem Aufwuchs von *Iuniperus communis.*

Basalt, Phonolith

14. *Festuca rubra commutata* — *Alchemilla* — Weide, reine Ausbildung.

15. *Festuca rubra commutata* — Weide mit dominierender *Nardus stricta.*

16. *Festuca rubra commutata* — Weide mit *Vaccinium myrtillus* und *Deschampsia flexuosa.*

17. *Festuca rubra commutata* — Weide mit *Cirsium palustre.*

Muschelkalk, Röt.

18. Moosreiche, magere Variante der *Lolium perenne* — *Festuca pratensis*-Weide.

19. Trockener Kalkmagerrasen mit dominierendem *Brachypodium pinn.* (Mesobrometum).

19a. Durchdringung von Gesellschaft 19 und 15 am Berührungssaum von Muschelkalk und Basalt.

Gedüngte Weiden und Wiesen.

20. *Nardus* — *Iuncus squarrosus* — Heide mit Wiesenpflanzen.

n. k. Calthionwiese mit *Iuncus filiformis.*

n. k. *Trisetetum* mit Alopecurus *pratensis* und *Dactylis glom.*

n. k. *Trisetetum* mit *Nardus* und *Festuca rubra commutata.*

n. k. *Trisetetum* mit *Alopecurus pratensis* und *Polygonum bistorta.*

n. k. *Trisetetum* mit *Festuca pratensis* und *Sanguisorba minor*

21. Trockener Kalk-Magerrasen, Distelvariante einer Schaftrift.

22. *Lolium perenne* — *Festuca pratensis* — Weide.

n. k. Calthionwiese mit *Cirsium oleraceum.*

Quellmoore u. bachbegleitende Gesellschaften.

23. *Carex canescens* — *Agrostis canina* — Gesellschaft mit *Sphagnen. Montia rivularis* — Bachröhricht in Gräben.

n. k. *Carex canescens* — *Agrostis canina* — Gesellschaft mit *Sphagnen.*

24. Bachröhricht mit *Iuncus glaucus* in Gesellschaft Nr. 18.

25. *Cratoneuron* — *Carex Davalliana* — Quellfluren.

Die mit „n. k." (nicht kartiert) bezeichneten Gesellschaften wurden im untersuchten Gebiet nicht angetroffen. Sie stellen typische Bestandteile der hier in einem kleinen Ausschnitt aufgenommenen Gesellschaftskomplexe dar und sind zu erwarten, sobald die Kartierung über ein größeres Gebiet ausgedehnt wird.

(Sign. 24) scharf von den *Montia*-Bächen der gegenüberliegenden Seite unterscheidet.

Die ursächliche Verbindung, die jede Einzelgesellschaft der bisher behandelten Vegetationskomplexe mit der benachbarten verknüpft, ist offensichtlich im Strom des Bodenwassers zu suchen, das in feinster Verteilung die Standorte der Umgebung der Quellen durchsickert und sich dabei mit gelösten Stoffen belädt, deren spezifische Menge und Beschaffenheit von der Qualität des benachbarten Bodens abhängt. Dieser beeinflußt somit die Lebensbedingungen der Pflanzen, die in Tümpeln und Quellen wachsen (SCHIEMENZ 1935, ROLL 1940).

Eine weitere häufige, offenbar allgemeingültige Ursache für die auf Vegetationskarten sichtbar werdenden Gesellschaftsmosaike liegt im Wechsel des Lokalklimas, den bewegtes Relief und Exposition zur Himmelsrichtung hervorrufen. Zuerst wurde hierauf rein beschreibend von TÜXEN und DIEMONT (1937), später unter Zuwendung zur kausalen Erklärung von PALLMANN (1943) hingewiesen. An dieser Stelle sei nur kurz der Bedeutung gedacht, die der Winter für die Pflanzenstandorte hat. An klaren Wintertagen schmilzt am Südhang tagsüber häufig der Schnee, die nächtliche Ausstrahlung läßt jedoch das Schmelzwasser wieder frieren, wodurch die oberste Bodenschicht zersprengt wird, so daß eine verstärkte Abtragung der Feinerde einsetzt. Von alldem unbeeinflußt liegt zur gleichen Zeit der Nordhang unter seiner lange bleibenden Schneedecke. Das Lokalklima bringt aber nicht nur diese beiden Extreme hervor, sondern es schafft auch in den Zwischenstufen auffällige Besonderheiten. So zeigen z. B. Vegetationskarten aus dem Harz, daß die Osthänge isolierter Bergkuppen regelmäßig eine andere Waldgesellschaft tragen als die Westhänge.

Auch hierzu bietet Abb. 4 Beispiele, besonders in ihrer rechten unteren Ecke, wo der nach Nordosten zeigende Bergsporn an seiner Südostflanke einen Buchenwald mit *Asarum europaeum* und *Carex montana* (Sign. 9), am Nordhang einen Farn — Buchenwald (Sign. 6) und auf der nahezu ebenen Hochfläche einen Gras-Buchenwald (Sign. 8) mit *Elymus europaeus* und *Melica uniflora* trägt. Diese Gesellschaftsverteilung kehrt auch außerhalb des kartierten Gebietes wieder und entspringt offensichtlich keinem Zufall. Eine weitere, sehr auffällige, von besonderem Boden und Lokalklima abhängige Waldgesellschaft der Abb. 4 ist der nur an einer Stelle angetroffene Eschen-Ahorn-Schluchtwald mit Massenwuchs von *Lunaria rediviva* (Sign. 5). Er besiedelt eine von drei Seiten geschützte, nach Nordwesten offene, tiefe Hangmulde, deren Boden von Basaltblöcken überrollt ist.

Zum Abschluß sei noch der an windexponierten Waldrändern regelmäßig auftretenden „Randaushagerung" gedacht, die ihre Ursache darin hat, daß der Wind, wenn er durch keinen Gebüschmantel fern-

gehalten wird, in einem Streifen längs des Randes stärkere Verdunstung am Boden erzeugt und das Fallaub stärker wegbläst als im Waldinneren. Hieraus folgt eine Verschlechterung der Humusform, die durch Überhandnehmen säureliebender Pflanzen angezeigt wird. Selbst auf kalkreichem Untergrund bildet sich dann mitunter ein Randstreifen von *Deschampsia flexuosa*, der einige Meter nach dem Inneren zu von kalkliebenden Pflanzen abgelöst wird. In Abb. 4 ist rechts unten ein solcher schmaler Aushagerungsrand, hier mit vorherrschender *Agrostis vulgaris*, (Sign. 4a) verzeichnet.

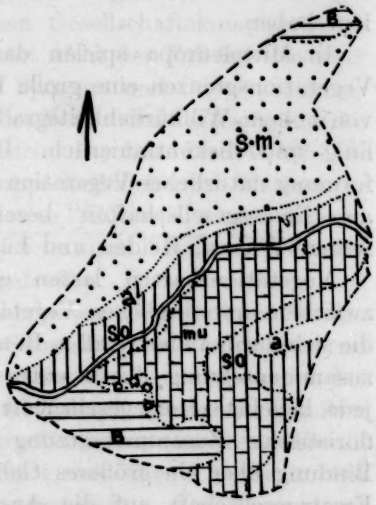


Abb. 5. Geologische Übersichtsskizze des in Abb. 4 dargestellten Gebietes. Maßstab 1 : 37 500. *sm* mittlerer Buntsandstein; *so* oberer Buntsandstein (Röt); *mu* unterer Muschelkalk; *B* Basalt und Phonolith oo Basalttuff und Brekzie; *al* Alluvium (nach geologischer Spezialkarte 1 : 25000, Bl. Kleinsassen).

Das Lokalklima prägt auch einzelnen Abschnitten der am Südrande der Abb. 4 dargestellten *Festuca rubra — Alchemilla vulgaris* — Weide (Sign. 14—17) Besonderheiten auf. Diese Gesellschaft überzieht hier überwiegend ebene bis schwach eingesenkte Flächen mit einem geschlossenen Rasen, in dem häufig *Nardus stricta* hohe Anteile erreicht (Sign. 15.) An den Stellen, wo sich die Hochfläche zu windgefegten Buckeln mit besonders flachgründigem Boden emporwölbt, tritt *Vaccinium myrtillus* in Kümmerform in den Rasen ein und bildet zusammen mit *Deschampsia flexuosa* eine für hohe, freigelegene Rhönberge kennzeichnende Gesellschaftsvariante (Sign. 16), die auf der benachbarten Wasserkuppe große Flächen bedeckt. Das Gegenstück zu dieser durch harte, drahtige Pflanzen ausgezeichneten lockerrasigen Variante bildet eine Ausbildungsform der gleichen Gesellschaft an feuchten, schattigen Hangfüßen mit tiefgründigem Boden, wo breitblättrige, weiche Kräuter, wie *Alchemilla vulgaris*, *Trifolium pratense* und *repens*, *Leontodon autumnalis* sowie hygrophile Moose höhere Anteile erreichen (Sign. 14). An quelligen Stellen findet sich schließlich noch eine Variante mit *Cirsium palustre* (Sign. 17). Vom Relief wird außer dem Mikroklima auch die Bodenbildung beeinflußt, indem auf konvexen Flächen Abtragung, in Mulden Ablagerung der Feinerde erfolgt. Auch von diesen Vorgängen wird die floristische Zusammensetzung der Pflanzendecke beeinflußt. Indem die Vegetationskarte die Angriffsflächen dieser Kräfte scharf umgrenzt erkennen läßt, leistet sie ihren eigentlichen Beitrag zu deren Erforschung.

Bisher wurden Beispiele von Gesellschaftsmosaiken behandelt, die dadurch zustande kamen, daß unter dem Einfluß des Reliefs ein einzelner Faktor, etwa die Wasserversorgung, das Kleinklima oder die Bodenmächtigkeit inmitten einer sonst im wesentlichen homogenen Umgebung Abstufungen der Intensität zeigte. Hierdurch entsteht das *natürliche* Vegetationsgefüge einer Landschaft, dessen Grenzlinien ähnlich den Höhenlinien einen geschwungenen, kontinuierlichen Verlauf haben.

In Mitteleuropa spielen daneben die *vom Menschen geschaffenen* Vegetationsgrenzen eine große Rolle. Sie entspringen meist Eingriffen von hohem Willkürlichkeitsgrad und verlaufen dementsprechend gradlinig und diskontinuierlich. Pflanzengesellschaften, die durch Umformung natürlicher Vegetation durch den Menschen entstehen, werden als „Ersatzgesellschaften" bezeichnet (TÜXEN 1942). Hierzu gehören Äcker, Wiesen, Heiden und künstliche Forsten.

Vegetationskarten lassen erkennen, daß eine enge Koppelung zwischen ursprünglicher Vegetation und Ersatzgesellschaften besteht, die sich darin äußert, daß z. B. aus einem Walde von bestimmter Artenzusammensetzung durch extensives Beweiden und Abbrennen nicht jede beliebige Heidegesellschaft, sondern eine Heide ganz bestimmter floristischer Zusammensetzung hervorgeht. Erweist sich eine solche Bindung über ein größeres Gebiet hin als wirksam, so kann von der Ersatzgesellschaft auf die Ausgangsvegetation auch dann noch geschlossen werden, wenn diese am untersuchten Ort gar nicht mehr vorhanden ist. Eine Einschränkung besteht insofern, als die Zahl der Ersatz- und der Ausgangsgesellschaften nicht immer übereinstimmt. Durch sehr intensive Beeinflussung, z. B. starkes Beweiden, kann aus mehreren, einander ähnlichen Ausgangsgesellschaften eine einzige übergreifende Ersatzgesellschaft entstehen.

Abb. 4 zeigt auf Sandstein und Kalk zwei gegensatzreiche Gruppen von Ersatzgesellschaften. Auf Sandstein findet sich zunächst ein Fichtenforst (Sign. 1), in dem bei dichtem Stand der Bäume aller Unterwuchs fehlt, während an lichten Stellen *Vaccinium myrtillus*, an feuchten Hangfüßen auch *Oxalis acetosella* und *Dryopteris spinulosa* auftreten. Fichtenreinbestände in einer Meereshöhe von 650 m sind in den deutschen Mittelgebirgen nach pollenanalytischen Befunden (für den Harz vgl. FIRBAS, LOSERT, BROIHAN 1939) nicht als natürliche Waldgesellschaft, sondern als anthropogene Ersatzgesellschaft aufzufassen. Als standortgemäßer Wald auf Sandstein, von dem im kartierten Gebiet kein Überrest angetroffen wurde, ist entweder ein Eichen-Birkenwald mit *Vaccinium myrtillus* oder ein azidiphiler Buchenwald mit *Luzula nemorosa* zu vermuten. Die nächstfolgende Ersatzgesellschaft wird durch die Kahlschlagpflanzen gebildet, deren Artenauswahl

von den gleichen Standortfaktoren gelenkt wird, die über die Zusammensetzung des Waldes entscheiden, so daß auch hier der Ausgangsgesellschaft eine bestimmte Ersatzgesellschaft zugeordnet ist. Auf einer Schlagfläche des in Abb. 4 kartierten Fichtenforstes dominierten *Iuncus effusus* und *Rubus fruticosus*. Eine weitere, besonders verbreitete Ersatzgesellschaft auf Sandstein ist die bereits erwähnte feuchte *Nardus*-Heide mit *Iuncus squarrosus* (Sign. 12).

An Stellen, wo in dem beschriebenen Gesellschaftskomplex Mähwiesen auftreten, was im kartierten Gebiet nicht der Fall ist, was aber an anderen Stellen der Rhön, sowie im Spessart und Odenwald beobachtet wurde, hebt sich eine nasse Wiese des Verbandes *Calthion palustris* besonders heraus, in der sich *Caltha palustris*, *Angelica silvestris*, *Scirpus silvaticus*, *Crepis paludosa* mit einer Gruppe kalkfliehender Flachmoorpflanzen mischen, deren wichtigste *Iuncus filiformis*, *Carex inflata*, *Agrostis canina* und *Eriophorum angustifolium* sind. Trockene gedüngte Wiesen werden auf Sandstein selten angetroffen. Diese Standorte sind entweder beackert oder dem Walde überlassen. Wenn doch Wiesen auftreten, gehören sie einer azidiphilen Subassoziation des Trisetetums an, in der die Arten der *Nardus*-Heide vorkommen, zu denen sich bei guter Düngung *Alopecurus pratensis* und *Dactylis glomerata* gesellen. Die in Abb. 4 nicht kartierten Wiesengesellschaften sind trotzdem in der Legende zu dieser Abbildung angeführt, um einen Überblick über den gesamten Gesellschaftskomplex zu vermitteln.

Im Gefolge eines vor 1939 aufgestellten Meliorationsprogrammes wurden große Teile der in Abb. 4 kartierten Heiden eingeebnet und gedüngt. Hier finden sich gegenwärtig einige Arten der Kulturwiesen, z. B. *Trifolium pratense*, *Cynosurus cristatus*, *Holcus lanatus*, *Trifolium repens*, *Bellis perennis*, *Rumex acetosa* neben den Heidepflanzen. Diese gedüngten Bestände sind an ihrer frischgrünen, weichen Grasnarbe von den vernachlässigten Heiden auch physiognomisch zu unterscheiden. In der Vegetationskarte fallen sie durch ihre geradlinige, mit Besitzgrenzen zusammenfallende Umrandung auf (Sign. 20).

Von all diesen Gesellschaften ist auf den gegenüberliegenden Kalkbergen nichts zu finden. Der Wald, von dem im kartierten Gebiet jede sekundäre Vegetation ihren Ausgang nimmt, ist hier in einer Gestalt erhalten geblieben, die dem vom Menschen unberührten Zustande nahekommen dürfte. Es ist ein staudenreicher Buchenwald mit einem vielseitig zusammengesetzten Krautwuchs, in dem Pflanzen des basenreichen, lockeren, humosen Bodens, z. B. *Dentaria bulbifera*, *Mercurialis perennis*, *Lathyrus vernus*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum* den Ton angeben. Kahlschläge werden von der für solche Standorte kennzeichnenden *Atropa belladonna* eingenommen. Quellige Stellen und Rinnsale verursachen innerhalb des Fagetums eine Variante mit

den feuchtigkeitsliebenden Arten *Stachys silvaticus*, *Impatiens noli tangere* und *Geranium robertianum* (Sign. 11). Sie ist als Ausgangsgesellschaft des bereits erwähnten Bachröhrichts mit *Juncus glaucus* (Sign. 24) zu betrachten, das die Rinnsale auf den Weiden außerhalb des Waldes begleitet. Drei andere vom Lokalklima hervorgerufene Abwandlungsformen des *Dentaria*-Fagetums mit Farnen (Sign. 6), *Elymus europaeus* (Sign. 8) und *Asarum* (Sign. 9) wurden oben schon erwähnt. Zu ihnen tritt noch eine vierte mit vorherrschender *Mercurialis perennis* (Sign. 7), die ähnlich wie der Farnbuchenwald nordexponierte Steilhänge bewohnt. Zum Schluß sei noch ein *Dentaria*-Fagetum mit *Luzula nemorosa* (Sign. 10) erwähnt, das großflächig auf schwach geneigtem oberem Buntsandstein (Röt) auftritt. Sein Artenbestand vereint basiphile mit azidiphilen Pflanzen und entspricht damit dem Gesteinsuntergrund, der zwar kalk- und tonreicher ist als der mittlere Buntsandstein, doch dem Muschelkalk in dieser Beziehung immer noch nachsteht. Besonders in ebener Lage, wo vom Hang kein Nachschub frisch verwitterten Gesteins erfolgt, tritt eine oberflächliche Versauerung auf, die neben *Asperula odorata* und *Mercurialis perennis* auch *Luzula nemorosa* gedeihen läßt.

Der gute Wuchs der Buche hat davon abgehalten, Nadelforsten großen Umfanges anzulegen, so daß diese Form der Ersatzgesellschaft im kartierten Gebiet nicht beobachtet werden kann. Dagegen sind Magerrasen vorhanden, die in der Nutzungsart und in gewissen Grenzen auch der Physiognomie den *Nardus*-Heiden auf Sandstein entsprechen, aber aus anderen Pflanzen bestehen. Sie unterteilen sich in eine südexponierte Ausbildungsform, die von *Brachypodium pinnatum* beherrscht wird (Sign. 19) und im übrigen nur trockenheitsliebende Pflanzen beherbergt, sowie eine Ausbildungsform der Nordhänge, die auch hygrophile Wiesenpflanzen und Moose umfaßt und als eine magere Variante der *Lolium*-Weide angeführt wird (Sign. 18). Diese Zweiteilung der Ersatzgesellschaft entspricht, worauf ihre im Kartenbild sichtbar werdende räumliche Anordnung hinweist, der Zweiteilung des Kalkbuchenwaldes in trockene Ausbildungsformen mit *Asarum*, *Carex montana* und *Elymus europaeus* einerseits und in feuchte mit Farnen und *Mercurialis perennis* andererseits.

Sind in diesen Gesellschaftskomplex nasse Mähwiesen eingestreut, was an zahlreichen Beispielen außerhalb des kartierten Gebietes verfolgt wurde, so findet sich auch in ihnen die Artenverbindung des Calthion zusammen, aber an Stelle von *Juncus filiformis* und den übrigen azidiphilen Arten nährstoffarmer Flachmoore wachsen in diesen Wiesen *Cirsium oleraceum*, *Pimpinella magna*, *Heracleum sphondylium* und *Anthriscus silvestris*, sämtlich Pflanzen des kalk- und nährstoffreichen Bodens.

Auf Kalkstein sind außerhalb des kartierten Gebietes auch trockene Mähwiesen in größerer Verbreitung anzutreffen. Sie gehören ebenso wie die Wiesen auf Sandstein dem Trisetetum an, beherbergen aber nicht *Nardus stricta*, sondern basiphile Arten, z. B. *Sanguisorba minor*, und unterscheiden sich außerdem von den entsprechenden Triseteten des sauren Bodens durch üppiges Gedeihen von *Festuca pratensis*, während *Alopecurus pratensis* seltener ist.

Manche der soeben angeführten Einzelergebnisse der Kartierung, z. B. der Gegensatz zwischen Quellkomplexen auf Sandstein und Kalk, erscheinen auf den ersten Blick als Selbstverständlichkeiten, an die mit einer neuen Darstellungsmethode nicht herangegangen zu werden braucht. Um hier zu einem zureichenden Urteil zu gelangen, ist es erforderlich, nicht Einzelheiten zu betrachten, sondern die Förderung abzuschätzen, die die behandelte Betrachtungsweise dem an Laboratoriumsarbeit gewöhnten Botaniker in seinem Verhältnis zur freien Vegetation bietet.

Die wesenseigene Leistung der Vegetationskartierung liegt in der von ihr vermittelten Schärfung des Blicks, die es gestattet, von groben trivialen Wahrnehmungen zu immer feineren vorzuschreiten, die keine Selbstverständlichkeiten mehr darstellen. So besteht etwa innerhalb der weiten Flächen des an Blütenpflanzen armen Moos-Kiefernforstes der Lüneburger Heide eine schwache, unmittelbar nur schwer wahrnehmbare Abstufung der Lehmbeimischung des Sandes, die auf so nährstoffarmen Standorten von großer Bedeutung für den Pflanzenwuchs ist. Auf dem ärmsten Sand stirbt z. B. die Fichte regelmäßig ab, auf dem schwach anlehmigen gedeiht sie noch.

Diese Standortvarianten wirken sich auch auf den spärlichen Krautwuchs der Nadelforsten in Gestalt einer leichten Abwandlung seiner Artenzusammensetzung aus. So finden sich auf dem schwach anlehmigen Sand stets zusätzlich *Galium saxatile*, *Sieglingia decumbens* und *Dryopteris spinulosa*, die ein sicheres Abgrenzen der schwer wahrnehmbaren Standortgegensätze ermöglichen.

Eine kartenmäßige Darstellung solcher schwachen, aber bedeutungsvollen Abstufung der Artenverbindungen und der mit ihr gekoppelten Standortqualitäten bietet Abb. 3. Hier zeigt sich vor allem, daß der reine Moos-Kiefernforst (Sign. 1) überwiegend auf ehemaliger Heide steht, während der etwas üppigere Kiefernforst mit *Dryopteris spinulosa* (Sign. 6) eine typische Gesellschaft der Ackeraufforstungen (Sign. 13) darstellt. Die höhere Bodenqualität der Ackeraufforstungen zeigt sich außerdem darin, daß in ihnen neben der anspruchslosen Kiefer die Eiche in großem Umfange gepflanzt wurde (Abb. 3, Sign. 5 und 13, Abb. 2, Sign. 6 und 9).

Das Wissen um Kontakt- und Ersatzgesellschaften lenkt weiterhin den Blick auf die arten- und kontrastreichere Vegetation in der Nachbarschaft der öden Nadelforsten. Von Tümpeln und Suhlen wurde bereits gesprochen. Entsprechende Gegensätze zeigen sich aber auch an den Resten der Heidegesellschaften, die an Wegrändern, Schneisen sowie auf den Fehlstellen der Stangenhölzer recht häufig, wenn auch meist nur in sehr geringer Ausdehnung erhalten geblieben sind. Die Heiden des anlehmigen Sandes zeichnen sich durch eine Reihe Pflanzen, von denen hier *Erica tetralix*, *Arnica montana*, *Galium saxatile* und *Sieglingia decumbens* genannt seien, vor denen des ärmsten Sandes aus, ohne daß etwa der übergreifende Gesamteindruck der dominierenden *Calluna* verloren ginge, der sich bei flüchtiger Betrachtung allein aufdrängt. Die Heidereste sind in Abb. 2 und 3 nicht aufgenommen. Sie liegen, sofern sie *Arnica* und die anderen eben genannten Arten enthalten, stets neben *Dryopteris*-Kiefernforsten oder Eichenwäldern auf schwach lehmigem Boden.

Entsprechendes gilt von den Kahlschlägen, die im betrachteten Beispiel zwar sämtlich von der *Senecio silvaticus — Epilobium angustifolium*-Gesellschaft beherrscht werden, die aber auf den anlehmigen Standorten zusätzlich *Iuncus effusus*, *Rubus idaeus* und *Rubus fruticosus*, *Calamagrostis epigeios* sowie einen starken Strauchanflug aufweisen, während je nach Alter und Vorgeschichte auf dem reinen Sande *Rumex acetosella*, *Calluna* oder *Deschampsia flexuosa* eindringt. Die räumliche Zuordnung der Kahlschlagsgesellschaften zu den Kiefernforsten und den Standorten ist in Abb. 3 dargestellt (Sign. 1 und 2, bzw. 6, 7 und 13).

Einigen flüchtigen Beobachtungen zufolge differenziert sich wahrscheinlich auch die Vegetation der Fahrwege entsprechend, indem in den Wagenspuren des leichter verdichtbaren anlehmigen Sandes, in denen sich das Regenwasser hält, zusätzlich feuchtigkeitsbedürftige Pflanzen auftreten.

Alle diese Wahrnehmungen geschehen inmitten der endlosen künstlichen Nadelholzreinbestände der Lüneburger Heide, die dem Blick des ungeübten Beobachters als Inbegriff der Ausdruckslosigkeit erscheinen. Nach Aufklärung ihres Gesellschaftsmosaiks mit Hilfe der Vegetationskartierung jedoch bieten auch sie sich als gesetzmäßig gefügte Gebilde dar, deren Einzelglieder: Nadelforst, Heide, Kahlschlag und Fahrweg zwar Produkte einer willkürlichen, meist reichlich naturwidrigen Bewirtschaftungsform darstellen, jedoch in ihrer Artenzusammensetzung und ihrem räumlichen Nebeneinander immer noch der von der Natur gesetzten Ordnung unterstehen, die im behandelten Beispiel ihre Ursache in der feinen Abstufung der Bodenqualität hat.

Als weiteres Beispiel eines Versuchs, die Monotonie anthropogener Vegetation mit Hilfe der Kontaktgesellschaften zu durchdringen,

sei die Untersuchung KOLPACKS (1941) erwähnt, dem es gelang, die arten- und kontrastreichen Pflanzenbestände der Ackerraine und Wegränder mit der Bodenqualität der angrenzenden Äcker in Beziehung zu setzen, woraus sich eine ebenso einfache wie zuverlässige Bonitierungsmethode der Äcker ableiten ließ.

Ähnliches darf auch von einer Kartierung der Grünlandgesellschaften erwartet werden. Die große Monotonie gut gepflegter Wiesen und Weiden, auf denen der Landwirt einen möglichst einheitlichen Bestand weniger Gräser und Leguminosen anstrebt, erfährt eine für das Verständnis der Standortsbedingungen überaus förderliche Differenzierung, wenn außer den eigentlichen Kulturflächen auch die unbeeinflußten Raine, Hecken und Bachränder mit berücksichtigt werden, deren durch Düngung nicht veränderte Pflanzendecke die von der Natur gesetzten Standortseigenarten noch deutlich erkennen läßt.

Zum Schluß sei einer speziellen Fragestellung gedacht, die aus der Kartierung westdeutscher Mittelgebirgslandschaften erwachsen ist, wie sie in Abb. 4 in einem Ausschnitt gezeigt wurde. Hierbei ergab sich, daß auf Muschelkalk ebenso wie auf Basalt die Wälder zum größten Teil dem basiphilen *Dentaria*-Fagetum angehören, in dem saftige und breitblättrige Stauden des frischen, locker-humosen Waldbodens den Ton angeben. Nur an freigelegenen Südwesthängen weicht der Wald auf Basalt insofern ab, als hier azidiphile, hart- und schmalblättrige Arten, z. B. *Luzula nemorosa* und *Deschampsia flexuosa* auftreten (vgl. Abb. 4, Sign. 4, dazu die geologische Karte, Abb. 5, Nordostecke). Dagegen trennen sich die an das *Dentaria*-Fagetum grenzenden, wahrscheinlich also aus ihnen hervorgegangenen Ersatzgesellschaften der Magerweiden je nach dem Gestein, auf dem sie stehen, überaus scharf voneinander. Auf Muschelkalk findet sich ein typischer Kalkmagerrasen mit dominierendem *Brachypodium pinnatum* und *Koeleria pyramidata*, *Ranunculus bulbosus*, *Sanguisorba minor*, *Gentiana ciliata*, *G. germanica*, *Scabiosa columbaria*, *Carex glauca*. Auf Basalt hingegen herrscht *Festuca rubra commutata* mit einer erheblichen Beimischung azidiphiler Arten, so z. B. *Nardus stricta*, *Sieglingia decumbens*, *Avena pratensis*, *Poa Chaixii*, *Lathyrus montanus*, *Thesium pratense* und *Deschampsia flexuosa*. Beispiele zeigt Abb. 4 in ihrer unteren Hälfte (Sign. 19: Magerrasen auf Kalk, Sign. 15: desgleichen auf Basalt). Das Gesagte gilt allgemein für die großen Basaltgebiete der Rhön und des Vogelsberges.

Diese Kartierungsbefunde erwecken die Vorstellung, daß unter dem schützenden Kronendach des Waldes auch der Basalt einen neutralen bis schwach basischen Mullboden zu bilden imstande ist, wie es beim Muschelkalk selbstverständlich erscheint, daß aber in regenreichen Gebieten unter dem rauhen Lokalklima der freien Schafweide auf

windgefegten Kuppen der Basalt-Verwitterungsboden schneller an Basen verarmt als der Kalkboden, so daß über Basalt *Nardus stricta* großflächig zur Dominanz gelangen kann, während Kalkuntergrund dem basiphilen *Brachypodium pinnatum* das Gedeihen ermöglicht.

Darüber hinaus zeigt die mit jeder Vegetationskartierung unter allen Umständen zu verbindende vollständige pflanzensoziologische Analyse der bearbeiteten Bestände, daß die *Nardus*-Rasen des im Untergrunde basenreichen, in seiner Verwitterungsschicht offenbar leicht verarmenden Basaltes eine andere floristische Zusammensetzung haben als diejenigen auf dem von Ursprung an basenarmen mittleren Buntsandstein, wie sie in Abb. 4 unter Sign. 12 kartiert wurden. So beherbergt die für Basalt typische *Festuca commutata — Alchemilla vulgaris* — Weide mit dominierender *Nardus stricta* (Abb. 4, Sign. 15) regelmäßig *Cirsium acaule, Pimpinella saxifraga, Thymus serpyllum* und *Carlina acaulis*, d. h. Arten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt im Kalktrockenrasen haben und niemals in die *Nardus*-Heide auf Sandstein übergehen. Diese ihrerseits unterscheidet sich durch stark azidiphile, Rohhumus besiedelnde Arten wie *Iuncus squarrosus, Vaccinium vitis idaea* und *Pedicularis silvatica* von den *Nardus*-Beständen auf Basalt. Ebenso kommen die für kultivierte Wiesen charakteristischen Arten, z. B. *Trifolium pratense, T. repens, Alchemilla vulgaris, Chrysanthemum leucanthemum, Rumex acetosa, Cynosurus cristatus* regelmäßig in den *Nardus*-Weiden auf Basalt vor, während sie über Sandstein nur auf den in Abb. 4 (Sign. 20) besonders hervorgehobenen gedüngten Flächen angetroffen wurden.

Wie scharf die Pflanzengesellschaften auf die Gesteinsunterschiede reagieren, zeigt der kleine Bestand der *Festuca rubra*-Weide (Sign. 17) inmitten der *Nardus*-Heide am Nordwestrand der Abb. 4. Auf dieser, durch ihren Pflanzenbestand von der Umgebung stark abweichenden Fläche liegen Phonolithblöcke, die auf der geologischen Spezialkarte nicht verzeichnet sind.

Somit ergibt sich eine einfache und einleuchtende Vorstellung über Standortsähnlichkeit und -verschiedenheit auf Muschelkalk, Basalt und mittlerem Buntsandstein in den westdeutschen Mittelgebirgen. Unter Wald bringen Basalt und Muschelkalk ähnliche Bodenbildungen hervor, auf der Magerweide entfernt sich der Basalt vom Muschelkalk und nähert sich mit seinen Standortseigenschaften dem Buntsandstein. Er erreicht jedoch nicht die extreme Einseitigkeit nach der sauren Seite hin wie dieser.

Ganz gewiß können solche auf einen Vergleich der Befunde von Vegetationskarten gestützten Vorstellungen noch nicht im strengen Sinne als bewiesene Tatsachen gelten. Ebenso sicher ist aber, daß ein Bearbeiter, der exakte Messungen über Bodenbildung und -veränderung

vornehmen will, wenn er die skizzierten Befunde der Vegetationskarte kennt, mit wenigen sachgemäß gewählten Untersuchungsbeispielen schneller und sicherer zu Ergebnissen gelangt als ein anderer, der seine Beobachtungen wahllos im Gelände verteilt, so daß höchstens der statistische Mittelwert einer großen Zahl Einzelergebnisse das Richtige treffen wird, wenn nicht die planlose Auswahl der Proben sogar nur ein ausdrucksloses Zahlengemisch ergibt.

Zusammenfassung.

Der wesentliche Gewinn, den Vegetationskarten vermitteln, besteht in der Klarstellung des räumlichen Aufbaues der Pflanzendecke als eines Mosaiks von Artenverbindungen, dessen gesetzmäßige Anordnung nicht durch blinden Zufall erklärt werden kann, sondern das Walten vielfältiger Ursachenverknüpfungen ahnen läßt. Eine große Gruppe dieser Ursachenverknüpfungen ist darin zu suchen, daß innerhalb eines im wesentlichen einheitlichen, durch Gesteinsuntergrund und Allgemeinklima bestimmten Großstandortes einzelne Faktoren, z. B. die Wasserversorgung oder das Kleinklima in ihrer Wirkung graduell abgestuft sind. Hierdurch entstehen die natürlichen, stark vom Relief abhängigen Gesellschaftskomplexe, für die als Beispiel die Einfügung der Quellen und Sümpfe in ihre Umgebung behandelt wurde.

Daneben wird der Blick auf diejenige Ausbildungsform des Gesellschaftsmosaiks gelenkt, die sich aus dem Wirken des Menschen ergibt, der mit willkürlichen, sprunghaften Eingriffen so große Gegensätze wie den künstlichen Nadelforst, die Heide, die Wiese und den Acker nebeneinanderstellt. Diese kräftigen, für wesentliche Standortfaktoren, wie das Lokalklima, oft umstürzenden Eingriffe sind in vieler Beziehung leichter wahrzunehmen als die gelinden, langsam verlaufenden Änderungen der unbeeinflußten Natur. Sie machen besonders eindringlich auf Umwandlungsvorgänge an Vegetation und Standort aufmerksam. Als Beispiel wurde die Veränderung des entwaldeten Basaltbodens angeführt.

Voraussetzung zur Erfüllung dieser Leistungen ist die Fähigkeit, Pflanzenbestände auf Grund ihrer gesamten Artenverbindung zu unterscheiden, die von der untrennbar mit jeder zulänglichen Vegetationskartierung verbundenen pflanzensoziologischen Systematik (Braun-Blanquet 1921) vermittelt wird. Von dieser war im Vergangenen nur in Andeutungen die Rede, doch mag das Beispiel der *Nardus*-Rasen auf mittlerem Buntsandstein und Basalt, die sich trotz oberflächlicher Ähnlichkeit floristisch so deutlich voneinander unterscheiden, wie es die gegensatzreichen Standorte fordern, wenigstens das Grundsätzliche gezeigt haben. Damit ist zugleich auf die eingangs

aufgestellte Behauptung Bezug genommen, die besagte, die Ursachen des Vorkommens einer Spezies dürften immer nur für diese Spezies innerhalb einer bestimmten Artenverbindung gesucht werden.

Als selbstverständliches Ergebnis der in einer Vegetationskarte enthaltenen genauen Protokollierung des augenblicklichen Zustandes ergibt sich schließlich noch die Möglichkeit, langsam verlaufende Änderungen der Pflanzendecke über lange Zeiträume hin zu verfolgen.

Vieles von dem hier Vorgebrachten mag im Vergleich zu den eingangs zitierten weitgespannten, das Wesentliche des Pflanzenlebens umschließenden Formulierungen BOYSEN JENSENS allzusehr ins Kleine und Allerkleinste zu gehen scheinen. Dem soll entgegengehalten werden, daß auch die Physiologie, wenn sie sich mit bestimmten Objekten der „Causal Plant-Geography" konsequent auseinandersetzen will, viele sehr spezielle Einzelheiten ins Auge fassen muß, ehe sie zur großzügigen Synthese gelangen kann. Andererseits zeichnen sich auch bei der pflanzensoziologischen Kartierung Ansätze großzügiger allgemeiner Ergebnisse ab. Auch davon soll hier nicht die Rede sein, sondern es sollte genügen, davon zu sprechen, daß das Innewerden der Ordnung in der Pflanzendecke, wie es die Vegetationskarte vermittelt, jeden Botaniker gegenüber der freien Natur hellhöriger und feinfühliger machen wird und ihm deutliche Probleme stellt, die er dann nach seiner Art lösen kann.

Literatur.

BOYSEN JENSEN, P.: Causal Plant Geography. Kgl. danske Vidensk. Selsk., biol. Medd. **21** (1949). — BRAUN-BLANQUET, J.: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jb. St. Gall. Naturwiss. Ges. **57** (1921). — ETTER, H.: Pflanzensoziologische und bodenkundliche Studien an schweizerischen Laubwäldern. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchswes. **23** (1943). — FIRBAS, F., H. LOSERT u. FR. BROIHAN: Untersuchungen zur jüngeren Vegetationsgeschichte im Oberharz. Planta (Berl.) **30** (1939). — JAHN, S.: Erläuterung zur Vegetationskarte des Forstamtes Uetze (Kr. Burgdorf). Gutachten der Zentralstelle für Vegetationskartierung für das Niedersächsische Landesforstamt. Stolzenau a. d. W. 1949. — KNAPP, R.: Einführung in die Pflanzensoziologie, Bd. 2. Stuttgart 1948. — KOCH, W.: Die Vegetationseinheiten der Linthebene. Jb. St. Gall. Naturhist. Ges. **61** (1925). — KOLPACK, W.: Untersuchungen über die Standortfrage im Knaulgrassamenbau. Der Futtersaatbau, Bd. I. Leipzig 1941. — KRAUSE, W.: Untersuchungen über die Ausbreitungsfähigkeit der niedrigen Segge (*Carex humilis* Leyss.) in Mitteldeutschland. Planta (Berl.) **31** (1940). — Erläuterung zur Vegetationskarte des Forstamtes Sprakensehl (Kr. Gifhorn). Gutachten der Zentralstelle für Vegetationskartierung für das Niedersächsische Landesforstamt. Stolzenau a. d. W. 1949. — MEUSEL, H.: Die Vegetationsverhältnisse der Gipsberge im Kyffhäuser und im südlichen Harzvorland. Hercynia **2** (1939). — PALLMANN, H.: Über Waldböden. Beih. schweiz. Z. Forstw. **21**

(1943). — Preising, E.: Die Waldgesellschaften des Warthelandes. Rundbr. der Zentralstelle für Vegetationskartierung, 13. Hannover 1943. — Roll, H.: Holsteinische Tümpel und ihre Pflanzengesellschaften. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. **10** (1940). — Schiemenz, F.: Binnenfischerei und natürliche Landschaft (Gestein, Boden und Pflanzendecke) in Niedersachsen. Veröff. wirtschaftswiss. Ges. z. Studium Niedersachsens **25** (1935). — Topographische Landesaufnahme des Kurfürstentums Hannover 1764—1786. Bl. Holdenstedt (1777), Hankensbüttel (1777), Groß-Ösingen (1779). Neudruck im M. 1 : 40000. Hannover (1924—1931). — Troll, C.: Luftbildplan und ökologische Bodenforschung. Z. Ges. Erdkunde **7/8** (1939). — Tüxen, R.: Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt. flor.-soz. Arbgem. Niedersachsen **3** (1937). — Aus der Arbeitsstelle für theoretische und angewandte Pflanzensoziologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover. Jber. Naturhist. Ges. Hannover **92/93** (1942). — Tüxen, R., u. H. Diemont: Klimaxgruppe und Klimaxschwarm. Jber. Naturhist. Ges. Hannover 88/89 (1937).

Dr. Werner Krause, (17b) Donaueschingen, Hermann-Fischer-Allee 10.

Planta, Bd. 38, S. 324—376 (1950).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Kiel.

BEITRÄGE ZUR WIRKUNG DES COLCHICINS BEI DER SAMENBEHANDLUNG.

Von

GERD REESE.

Mit 16 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Februar 1950.)

I. Einleitung.

Welche Bedeutung dem Colchicin in der praktischen Züchtungsforschung und nicht zuletzt auch in theoretischer Hinsicht beigemessen wird, geht aus der Unzahl von Arbeiten hervor, die gerade auf diesem Gebiete in den letzten Jahren veröffentlicht wurden. So konnte EIGSTI 1947, also bereits 10 Jahre nach den bahnbrechenden Untersuchungen von BLAKESLEE und AVERY (1937), einen Literaturnachweis für rund 1200 Arbeiten zusammenstellen, die das Colchicin in den Mittelpunkt ihrer Betrachtungen rücken. Aus allen Wissenszweigen der Biologie haben weitere Colchicinforschungen bis in die heutige Zeit hinein diese Flut von Arbeiten noch verstärkt, so daß es für den einzelnen nahezu unmöglich ist, einen umfassenden Gesamtüberblick zu erhalten.

Trotz dieser riesigen Zahl von Veröffentlichungen sind damit keineswegs alle mit dem Colchicin im Zusammenhang stehenden Fragen geklärt. Mit tieferem Eindringen in die Materie wuchs die Problematik, und Dinge, die man zunächst auf einfache Weise glaubte erklären zu können, stellten sich als wesentlich komplizierter heraus. Nahm man z. B. anfangs an, die Colchicinwirkung sei lediglich auf das Atraktoplasma beschränkt, während das Zytoplasma keine Veränderung erfahre, so zeigten neuere Arbeiten, daß auch ein gewisser außernuklearer Einfluß nicht unbeachtet bleiben darf. In diesem Zusammenhang ist vor allem eine Arbeit von MAIROLD (1943) von Interesse, die sich besonders mit diesen rein toxischen, bisher weniger beachteten Wirkungen des Colchicins auseinandersetzt. Es darf dabei jedoch nicht vergessen werden, daß nach wie vor der bedeutsamste Colchicineffekt zweifellos die durch die Verhinderung der Kernspindelausbildung zustande kommende Verdoppelung der Chromosomenzahl ist und daß ja gerade das Colchicin sich gegenüber anderen Mitosegiften dadurch auszeichnet, daß es weit weniger als diese die Protoplasmatik der Zelle verändert (WADA 1940).

Zu den auch heute noch offenstehenden Fragen gehört unter anderem auch die nach den Gründen für das artspezifisch zum Teil unterschiedliche Verhalten der Pflanzen dem Alkaloid gegenüber. Immer wieder wird die Feststellung gemacht, daß die Reaktion systematisch nicht nahe verwandter Arten auf die Colchicinwirkung, vor allem im Hinblick auf die Erzeugung polyploider Formen, durchaus nicht gleich zu verlaufen braucht, ja, daß darüber hinaus den Individuen einer Art und sogar den einzelnen Zellen eines Gewebes häufig ein spezifisches Reaktionsvermögen zukommt. Besonders deutlich werden die Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bei der Samenbehandlung mit Colchicin, wie unter anderem aus einer von STRAUB (1941) veröffentlichten Tabelle hervorgeht. So reagieren die dort aufgeführten Pflanzen zum Teil positiv, d. h. es entwickelt sich aus den behandelten Samen ein mehr oder weniger hoher Prozentsatz polyploider Pflanzen, zum Teil negativ, also ohne irgendeinen oder zumindest mit nicht nennenswertem Erfolg. Die dafür maßgebenden Ursachen bleiben jedoch unklar.

Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, durch vergleichende Untersuchungen an zwei verschieden reagierenden Pflanzen, bei denen die Gegensätze besonders deutlich zutage treten, *Lepidium* und *Petroselinum*, eine Klärung dieser Fragen zu bringen. Daneben werden weitere im Rahmen der Arbeit liegende Probleme zytologischer und physiologischer Art berührt.

II. Material und Methode.

Als Versuchsmaterial dienten einerseits *Lepidium sativum* L. als Typ einer positiv auf die Samenbehandlung ansprechenden Pflanze, andererseits *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. (mooskrause) und gelegentlich auch *Anethum graveolens* L. als negativ reagierende Arten. Die von der Fa. A. Schenkel, Hamburg-Blankenese, gelieferte *Lepidium*-Saat stammte aus der Ernte des Jahres 1947, das zum Teil von der Versuchs- und Lehrwirtschaft für Gartenbau, Kiel, zum Teil von der Fa. Ernst und von Spreckelsen, Hamburg, zur Verfügung gestellte *Petroselinum*-Saatgut aus den Jahren 1946 und 1947. Bei den verwandten *Anethum*-Samen (diese für die Umbelliferen-Teilfrüchtchen an sich unkorrekte Bezeichnung wird auch im folgenden beibehalten) handelte es sich um Ernten nicht mehr bestimmbaren Alters aus dem Botanischen Garten der Universität Kiel.

Die in den Jahren 1947—1949 angestellten Untersuchungen erfolgten an verschiedenaltrigen Keimlingen, die sich aus colchicinbehandelten Samen entwickelten, und an den entsprechenden Kontrollen.

Sofern nicht im einzelnen anders erwähnt, wurde die Behandlung der Samen mit Colchicin wie folgt durchgeführt: Nach ausreichendem Vorquellen der Samen auf mit Leitungswasser durchtränktem Filtrierpapier in Petrischalen — für *Lepidium* 12 oder 24 Std, für die Umbelliferen 5—10 Tage — wurden die Samen für 24 Std in saubere Schalen ohne Filtrierpapier, die die Colchicinlösung enthielten, übertragen. Es wurde nach diesem Verfahren und nicht nach dem sonst in der Praxis üblichen, die C-Lösung nach dem Vorquellen einfach zuzusetzen, gearbeitet, um die Konzentration der Lösung bei allen Versuchen möglichst konstant zu haben und etwa vorhandene keimungshemmende Stoffe der Frucht- bzw. Samenschalen

auszuschalten. Die Konzentration der C-Lösung war 0,1%ig, die Menge so bemessen, daß die Samen am Grunde von der Lösung umgeben waren. Anschließend wurden Schalen und Samen unter fließendem Wasser abgespült, um die noch anhaftenden Reste der C-Lösung zu entfernen, und dann die Samen wieder auf frischem, feuchtem Filtrierpapier mindestens bis zum Durchbrechen der Keimwurzel ausgebreitet. Das Ankeimen und die Colchicinbehandlung erfolgten an einem mäßig hellen, aber nicht sonnigen Platz bei einer Temperatur von durchschnittlich 18—20° C.

Der Zeitpunkt des Übertragens in die C-Lösung wurde stets so gewählt, daß am darauffolgenden oder spätestens übernächsten Tage mit dem Durchbrechen der Radicula gerechnet werden konnte. Das Colchicin wirkte also auf wachsendes, nicht mehr quellendes Gewebe ein. Je nach dem Zweck der einzelnen Versuche und dem zu fordernden Alter der Keimlinge wurden diese in Blumentöpfe pikiert oder in der Petrischale belassen. Die weitere Anzucht der Sämlinge erfolgte im Gewächshaus.

Für die Herstellung der mit Leitungswasser angesetzten, dunkel aufbewahrten C-Lösungen wurde kristallines Colchicin (Colchic. puriss. kryst. Merck, DAB. 6.) verwandt.

Die zum Studium der zytologischen Verhältnisse erforderlichen Fixierungen wurden im allgemeinen in NAWASCHIN (1%ige Chromsäure, Eisessig, 40%iges Formalin im Verhältnis 10:1:4) vorgenommen; vergleichsweise gelegentlich auch in CARNOY (96%iger Alkohol, Eisessig, Chloroform im Verhältnis 6:2:2) und PFEIFFERschem Fixiergemisch (Holzessig, Methylalkohol, 40%iges Formalin zu gleichen Teilen). Die Dauerpräparate wurden nach der üblichen Paraffinmethode hergestellt und meist nach HEIDENHAIN mit Hämatoxylin, in einem Falle auch nach FEULGEN gefärbt. Für vereinzelte ergänzende Untersuchungen diente Carminessigsäure.

Die nach den Präparaten gezeichneten Abbildungen wurden mit dem ABBEschen Zeichenapparat auf der Höhe des Objekttisches ausgeführt.

Für die in einigen Fällen erforderliche statistische Auswertung der Versuche wurde zur Errechnung des *P*-Wertes die *t*-Tafel von PÄTAU (1943) benutzt.

III. Allgemeines zur Morphologie, Zytologie und Physiologie der C-Keimlinge (aus colchicinierten Samen hervorgegangene Keimlinge).

1. Habitus.

Die habituellen Besonderheiten der C-Keimlinge sind des öfteren beschrieben worden. Das hervorstechendste Merkmal gegenüber den Kontrollen ist neben der ausgeprägten Entwicklungshemmung eine typische Sukkulenz, die sich mehr oder weniger stark in allen Organen des Sämlings, Radicula, Hypokotyl und Kotyledonen, bemerkbar macht. Das Blattgrün ist dunkler als normal. Abb. 1 b und e zeigt diese Verhältnisse für *Lepidium* und *Petroselinum*.

Der entwicklungshemmende Einfluß des Colchicins, der in späteren Stadien zu einer völligen Sistierung des Wachstums führen kann, macht sich bei der Keimung selbst noch nicht bemerkbar. Keimfähigkeit und -schnelligkeit sind völlig unbeeinträchtigt.

Der Grad der Sukkulenz ist erwartungsgemäß abhängig von der Stärke der Colchicinwirkung, also der Konzentration der Lösung und

der Behandlungsdauer[1]. So finden sich bei Verwendung von C-Lösungen über 0,1% bei *Petroselinum* vielfach Keimlinge, die infolge unmäßigen Anschwellens des Hypokotyls der Kugelform nahekommen (Abb. 1 f), während andererseits schwächere Konzentrationen die Weiterentwicklung diploider Gewebe aus den zunächst gehemmten Vegetationspunkten begünstigen, so daß nach einigen Tagen besonders die Wurzel ein normales Aussehen zeigt (Abb. 1 c und g). Die zytologische Untersuchung ergibt, daß es sich bei dieser die keulenartige Verdickung der Radicula

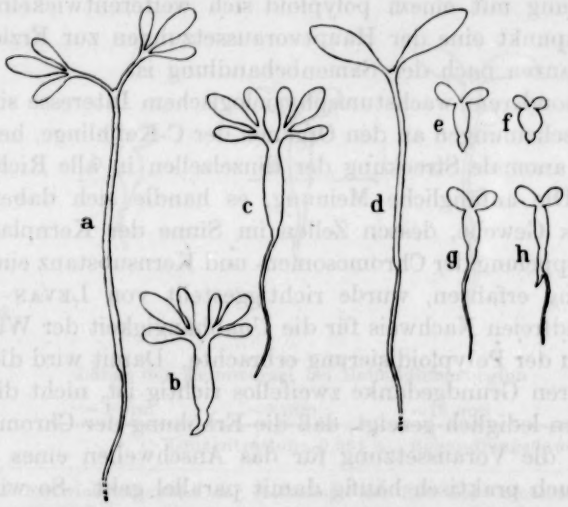


Abb. 1 a—h. C-Keimlinge und Kontrollen von *Lepidium* (a—c) und *Petroselinum* (d—h), etwa 14 Tage alt. Erklärung im Text. Nat. Größe.

„durchwachsenden" Wurzelspitze in fast allen Fällen um diploide Zellen handelt, zum Teil mit vereinzelt auftretenden polyploiden vermischt. Das dürfte damit zu erklären sein, daß einzelne, trotz der C-Behandlung diploid gebliebene Zellen, mit denen immer gerechnet werden muß, sich dank ihrer größeren Zellteilungsrate durchzusetzen vermögen und zum Ausgangspunkt eines neuen Meristems werden. Die Weiterentwicklung des Wurzelvegetationspunktes aus rein poly-, meist tetraploidem Gewebe kommt nur relativ selten vor. Keimlinge, die infolge zu starker Alkaloidwirkung nicht in der Lage sind, normale Wurzeln auszubilden, zeigen sehr bald, schon nach einigen Tagen, an der Spitze der Radicula eine bräunliche Verfärbung, die auf Degenerations- und Absterbeerscheinungen schließen läßt. Ausnahmsweise kann sich auch in diesen Fällen noch eine sich oberhalb des geschädigten Vegetationspunktes bildende Seitenwurzelanlage normal weiterentwickeln (Abb. 1 h).

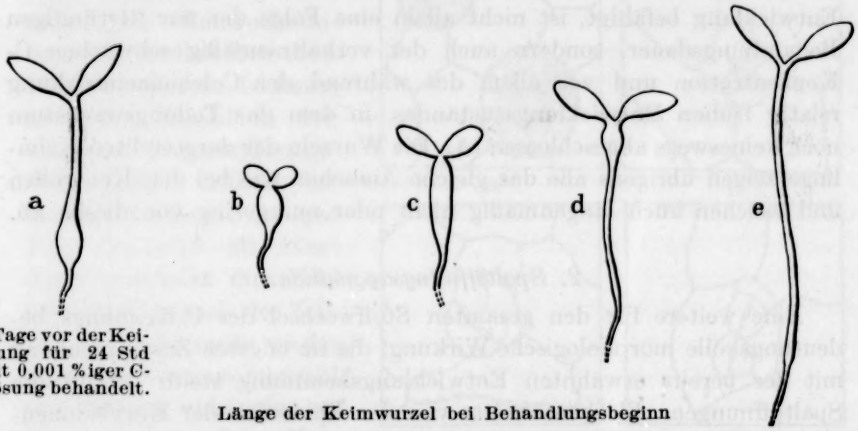
[1] Von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist ferner der Temperatureinfluß. Unter sonst gleichen Bedingungen ist z. B. schon bei 15° die C-Wirkung wesentlich schwächer als bei 20°.

Im Prinzip liegen die Verhältnisse beim Sproß- ähnlich wie beim Wurzelvegetationspunkt. Nur tritt hier — die Beobachtungen beziehen sich auf *Lepidium* — sehr viel häufiger als bei der Wurzel neben der Weiterentwicklung diploider Zellen auch eine solche zunächst meist hochgradig mixoploiden Gewebes auf, in der Hauptsache aus 2n-, 4n- und 8n-Zellen bestehend. Worauf das im einzelnen zurückzuführen ist, bleibt dahingestellt. Sicher ist jedoch, daß, zumindest bei den vorliegend untersuchten Arten, die Kombination einer normalen, diploiden Wurzel in Verbindung mit einem polyploid sich weiterentwickelnden Sproßvegetationspunkt eine der Hauptvoraussetzungen zur Erzielung tetraploider Pflanzen nach der Samenbehandlung ist.

Von besonderem wachstumsphysiologischem Interesse sind die Verdickungserscheinungen an den Organen der C-Keimlinge, hervorgerufen durch eine anomale Streckung der Einzelzellen in alle Richtungen des Raumes. Die anfängliche Meinung, es handle sich dabei um polyploidisiertes Gewebe, dessen Zellen im Sinne der Kernplasmarelation nach Verdoppelung der Chromosomen- und Kernsubstanz eine Volumenvergrößerung erfahren, wurde richtiggestellt von LEVAN (1942), der den einwandfreien Nachweis für die Unabhängigkeit der Wurzelkeulenbildung von der Polyploidisierung erbrachte. Damit wird die erste Auffassung, deren Grundgedanke zweifellos richtig ist, nicht direkt widerlegt, sondern lediglich gezeigt, daß die Erhöhung der Chromosomenzahl nicht etwa die Voraussetzung für das Anschwellen eines Organs ist, wenn sie auch praktisch häufig damit parallel geht. So wird man besonders bei der Wurzelkeulenbildung mit hoher Wahrscheinlichkeit auf eine C-Mitosen auslösende Wirkung der angewandten Colchicinkonzentration schließen dürfen. Andererseits bilden sich beispielsweise die lokalen Aufblähungen an den Spitzen colchicinierter junger Wurzelhaare (MAIROLD 1943, GORTER 1945), die im übrigen bei Nachlassen der C-Wirkung wieder in ihrer ursprünglichen Dicke weiterwachsen, stets ohne gleichzeitige sichtbare Beeinflussung des Kern- und Chromosomengefüges der betreffenden Zelle.

In eigenen Versuchen bestätigte sich immer wieder die Beobachtung, daß der Schwellungseffekt nach der C-Behandlung in den Streckungszonen der Organe ausgelöst wird. Diese Reaktion ist so zuverlässig, daß das Colchicin geradezu als Indikator für Streckungszonen verwandt werden kann. Verfolgt man die Entwicklung eines jungen C-Keimlings, so wird man feststellen, daß in der Reihenfolge, in der sich die Organe strecken, Radicula, Hypokotyl und Kotyledonen, sie sich auch verdicken, wobei die Hauptstreckungszonen, das obere Ende des Hypokotyls und die Basis der Kotyledonen sowie die unmittelbar auf den Vegetationspunkt folgende Zone der Keimwurzel, besonders hervortreten. Allerdings ist das Colchicin als Streckungszonenanzeiger nur

mit Einschränkung verwertbar: Es kommt nämlich nur dann zu dem erwarteten Schwellungseffekt, wenn die C-Wirkung auf Gewebe erfolgt, das sich vor oder gerade eben erst im Beginn seiner Zellstreckung befindet. Organe, die schon mitten in diesem Prozeß stehen, werden überhaupt nicht oder nur unwesentlich mit einer Verdickung reagieren. Beweise hierfür werden noch später erbracht werden, zunächst sei jetzt



Zunehmende Entwicklungshöhe der Keimlinge zur Zeit der Colchicineinwirkung.

Abb. 2 a—e. Unterschiedliche Hypokotylausbildung in Abhängigkeit von dem wachstumsphysiologischen Zustand während der Colchicinbehandlung. Erklärung im Text.

nur ein Versuchsergebnis angeführt, das die obengeschilderten Verhältnisse besonders deutlich zum Ausdruck bringt.

Verschieden alte *Petroselinum*-Keimlinge bzw. -Samen wurden für 6 Tage bzw. 24 Std mit einer relativ schwachen C-Lösung behandelt, Konzentration 0,001 %, und die Hypokotylformen etwa 8 Tage nach dem Auskeimen verglichen. Das Ergebnis zeigt Abb. 2.

Die Differenzen zwischen den einzelnen Keimlingen ergeben sich aus dem wachstumsphysiologischen Zustand des Hypokotyls zur Zeit der Colchicineinwirkung. Betrachten wir zunächst die Keimlinge b—e, die in zunehmendem Maße eine immer schwächer werdende Sukkulenz erkennen lassen. Bei b ist sie noch typisch ausgeprägt; hier wurde das Hypokotyl zu einem Zeitpunkt von dem Colchicin beeinflußt, als die Zellstreckung noch nicht eingesetzt hatte. Im Gegensatz dazu e, das ein zur Zeit der C-Behandlung bereits im Streckungswachstum befindliches, infolgedessen normales und unverdicktes Hypokotyl zeigt; c und d stellen Zwischenstadien dar, an denen besonders deutlich die Streckungszone am oberen Ende des Hypokotyls hervortritt. Um so mehr

scheint dazu der unter a abgebildete Keimling im Widerspruch zu stehen. Daß hier die Hypokotylbasis verdickt ist, erklärt sich daraus, daß primär zwar das gesamte Hypokotyl anschwillt, daß aber bei Nachlassen der Colchicinwirkung — die Behandlungsdauer betrug in diesem Falle nur 24 Std — der obere Teil des Hypokotyls durch Teilungswachstum die keulige Anschwellung durchbricht und die so entstehenden Zellen eine normale Streckung durchmachen. Daß dieser Keimling zu einer solchen Entwicklung befähigt, ist nicht allein eine Folge der nur 24stündigen Behandlungsdauer, sondern auch der verhältnismäßig schwachen C-Konzentration und vor allem des während der Colchicineinwirkung relativ frühen Entwicklungszustandes, in dem das Teilungswachstum noch keineswegs abgeschlossen ist. Die Wurzeln der dargestellten Keimlinge zeigen übrigens alle das gleiche Aussehen wie bei den Kontrollen und weichen auch längenmäßig nicht oder nur gering von diesen ab.

2. *Spaltöffnungsanomalien.*

Eine weitere für den gesamten Stoffwechsel des C-Keimlings bedeutungsvolle morphologische Wirkung, die im engsten Zusammenhang mit der bereits erwähnten Entwicklungshemmung steht, betrifft die Spaltöffnungen. Flächenschnitte von der Epidermis der Kotyledonenunterseite eines typisch sukkulenten *Petroselinum*-C-Keimlings lassen erkennen, daß sich an Stelle der fast völlig fehlenden normal ausgebildeten Spaltöffnungen kugelige, in der Größe sehr variable Spaltöffnungsmutterzellen befinden, die den letzten Teilungsschritt in die beiden Schließzellen noch nicht durchgeführt haben. Daß es sich dabei um die Stomatamutterzellen handelt, steht außer Zweifel, denn schon durch ihre rundliche Form, dickere Zellwand und ihren Gehalt an Chloroplasten im Gegensatz zu den umgebenden Epidermiszellen geben sie sich als solche zu erkennen. Abb. 3 a und f, zeigt die für *Petroselinum* typischen Verhältnisse in Gegenüberstellung mit einem Kontrollkeimling. Die Form der Epidermiszellen beweist einwandfrei den entwicklungshemmenden Einfluß des Colchicins. Während sich bei den unbehandelten Kontrollen die gebuchteten, ineinanderverzahnten Zellformen schon im Alter von etwa 14 Tagen endgültig herausdifferenziert haben, weisen selbst nach 4—5 Wochen die C-Keimlinge noch mehr oder weniger isodiametrische Epidermiszellen auf. Wie noch später näher zu erörtern sein wird, stockt die Weiterentwicklung des *Petroselinum*-C-Keimlings bereits zu einem Zeitpunkt, in dem das Teilungswachstum noch nicht abgeschlossen ist; die Bildung weiterer Spaltöffnungsinitialen wird daher genau so unterbunden wie die letzte Teilung der bereits bestehenden Mutterzellen in die beiden Schließzellen.

Um so erstaunlicher ist es im Hinblick auf die Entwicklungshemmung, daß die morphologische Differenzierung der Zellorganellen keineswegs

gehemmt zu sein scheint. Denn die Plastiden sind nicht nur voll entwickelt und zeigen keinerlei Abweichungen gegenüber dem Normaltyp, wie vergleichende Untersuchungen an verschiedenen Altersstadien colchicinierter und unbehandelter Keimlinge beweisen, sondern sind auch in ihrer Teilungsfähigkeit völlig unbeeinträchtigt. Während die Schließzellen der Kontrollkeimlinge durchschnittlich etwa 10 Chloroplasten besitzen, ist deren Anzahl in den kugeligen Spaltöffnungsmutterzellen vielfach beträchtlich höher, in einigen Fällen bis zu 70—80. Allerdings schwankt ihre Zahl sehr stark je nach der Zellgröße, die ihrerseits wieder von der Chromosomenzahl des Kernes abhängig ist. Die Annahme einer Korrelation zwischen Zellumen und Plastidenzahl voraussetzend, wie sie unter anderem auch SCHRATZ (1927) für Laubmoose und neuerdings WEYLAND u. a. (1949) als Folge der Colchicinwirkung und Zellvergrößerung bei *Cardamine* fanden, halte ich es für berechtigt, in derart gelagerten Fällen wie den oben beschriebenen aus der Anzahl der Chloroplasten indirekt Rückschlüsse auf den Polyploidiegrad der Zelle zu ziehen. Eine Vergrößerung der Einzelplastiden in Verbindung mit der Zellvolumenzunahme, wie sie von WINKLER (1916) für *Solanum* und anderen Autoren speziell für niedere Pflanzen beschrieben wurde, konnte nicht beobachtet werden.

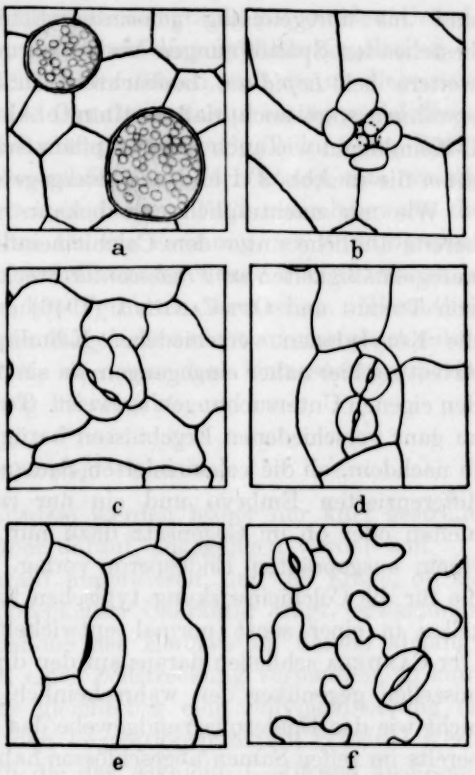


Abb. 3 a—f. Spaltöffnungsanomalien bei C-Keimlingen (a—c) und Kontrollen (d, e). a und b *Petroselinum*, c—e *Lepidium*, f normales Epidermisgewebe eines *Petroselinum*-Kontrollkeimlings. Chloroplasten nur in a eingezeichnet. Erklärung im Text. Vergr. 240.

Außer der weitaus häufigsten Spaltöffnungsanomalie der bisher geschilderten sog. Kugelzellen und sehr seltenen Fällen von Zwischenstadien bis zu normal entwickelten Stomata kommen vereinzelt noch weitere Abnormitäten vor, die auf eine geringere C-Wirkung schließen

lassen. So erfolgte für das in Abb. 3 b dargestellte Beispiel einer Häufung mehrerer Kleinstzellen, hervorgegangen durch wiederholte irreguläre Teilungen der Mutterzelle, die Colchicinbehandlung bei der relativ niedrigen Temperatur von etwa 13° C. Der gleiche Keimling wies nebeneinander alle Übergänge von Kugelzellen über mehrzellige Anomalien und aus unregelmäßig geformten Schließzellen ohne Zentralspalte bestehenden Spaltöffnungen bis zu normalen auf. Abb. 3 c zeigt eine weitere bei *Lepidium* beobachtete mißgestaltete Spaltöffnung. Zu erwähnen wäre noch, daß bestimmte Abnormitäten gleichermaßen bei C-Keimlingen wie auch Kontrollpflänzchen auftreten, so z. B. bei *Lepidium* die in Abb. 3 d und e wiedergegebenen.

Wie mir nachträglich erst bekannt wurde, hatte WEBER (1943) bereits ähnliche unter dem Colchicineinfluß auftretende Spaltöffnungsunregelmäßigkeiten an *Tradescantia*-Stecklingen beobachtet und wurden von TONZIG und OTT-CANDELA (1946) entsprechende Verhältnisse für die Kotyledonen verschiedener Keimlinge festgestellt. Auf letztere Arbeit sei hier näher eingegangen, da sie manche Berührungspunkte mit den eigenen Untersuchungen aufweist. TONZIG und OTT-CANDELA kamen zu ganz verschiedenen Ergebnissen bezüglich der Stomataentwicklung, je nachdem, ob die colchicinierten Samen schon einen weitgehend ausdifferenzierten Embryo und ein nur rudimentäres Endosperm enthielten oder ob im Gegensatz dazu nur ein sehr kleiner Embryo mit einem ausgeprägten Endosperm vorlag. Im ersten Falle fanden sie die für die Colchicinwirkung typischen kugeligen Spaltöffnungsmutterzellen in einer sonst normal entwickelten Epidermis. TONZIG und OTT-CANDELA schließen daraus auf den diploiden Charakter der Epidermiszellen gegenüber den wahrscheinlich polyploiden Kugelzellen, die nicht wie das Epidermisgrundgewebe das embryonale Plasmawachstum bereits im reifen Samen abgeschlossen haben, sondern wegen ihrer noch später erfolgenden und daher vom Colchicineinfluß erfaßbaren Teilung in die beiden Schließzellen als kleine Meristeme zu werten sind; sie werden so zu winzigen tetraploiden Inseln inmitten diploider Umgebung. Im zweiten Falle, wenn also ein kleiner, schwach entwickelter Embryo vorliegt — als Versuchspflanze diente *Tinantia fugax* — treten nach TONZIG und OTT-CANDELA überhaupt keine Anzeichen von kugeligen Spaltöffnungsmutterzellen auf. Hier macht die gesamte Epidermis einen einheitlichen Eindruck und dürfte, da die kleinen Embryonen selbst nach der Keimung noch Zellteilungen unter dem C-Einfluß eingehen, durchgehend polyploid sein.

Von den für die eigenen Untersuchungen verwandten Arten gehört *Lepidium* zu der ersten Gruppe von Pflanzen, deren Samen einen stark ausdifferenzierten Embryo besitzen, *Petroselinum* zu der zweiten Gruppe mit einem nur schwach entwickelten, kleinen Embryo. Wenn trotzdem

nicht die zu erwartenden gleichen Ergebnisse wie bei den oben erwähnten Untersuchungen erzielt wurden — bei *Lepidium*-C-Keimlingen zunächst typische Kugelzellen, und zwar in diploider Epidermis diploide Spaltöffnungsmutterzellen, die sich mit zunehmendem Alter des Sämlings bis auf einen geringen Prozentsatz zu normalen Stomata entwickeln; bei *Petroselinum* in einem größtenteils hochgradig polyploiden Grundgewebe ausgesprochen typische, meist ebenfalls polyploide Kugelzellen —, so ist das für *Lepidium* darauf zurückzuführen, daß die im Gegensatz zu den Versuchen von Tonzig und Ott-Candela nur eintägige Colchicinbehandlung zeitlich so lag, daß die abschließende Teilung der Spaltöffnungsmutterzelle davon unbeeinflußt blieb; für *Petroselinum*, wo wie bei der zu diskutierenden Arbeit in obigem Falle ausnahmsweise die Samen vom Quellungsbeginn an bis zur Keimung der Wirkung einer 0,1%igen C-Lösung ausgesetzt waren, ist der Grund voraussichtlich in einem artspezifisch abweichenden Verhalten zu suchen. Wesentlich erscheint, daß das Auftreten von Kugelzellen nicht an eine gleichzeitige Polyploidisierung gebunden ist, wie aus den Untersuchungen der *Lepidium*-C-Keimlinge eindeutig hervorgeht.

3. Chromosomale Valenzstufe.

Die karyologischen Verhältnisse wurden bisher nur kurz gestreift, da im IV. Abschnitt noch näher darauf eingegangen werden soll.

Hier sei vorläufig nur darauf hingewiesen, daß die Frage, ob ein C-Keimling diploiden oder polyploiden Charakter trägt, erwartungsgemäß von der Entwicklungshöhe des Embryo im Samen abhängt. Ist die Keimung lediglich mit einer Zellstreckung verbunden, so kann mit der Colchicinierung nicht gleichzeitig eine Polyploidisierung erfolgen, da ja, abgesehen von den Vegetationspunkten, keinerlei Kernteilungen mehr stattfinden, in die das Alkaloid, C-Mitosen auslösend, einzugreifen vermag. Gerade umgekehrt liegen die Dinge bei einem relativ kleinen Embryo, der in allen Organen noch zahlreiche Teilungen durchmacht. Es sind also rein wachstumsphysiologische Momente während der Keimung, die bei der Samenbehandlung mit Colchicin über den chromosomalen Aufbau der einzelnen Zellen entscheiden.

In der Mehrzahl der Fälle wird übrigens der C-Keimling weder rein diploid noch rein polyploid sein, sondern ein Gemisch aus beiden Zellarten mit überwiegendem Anteil der einen oder der anderen darstellen.

4. Osmotischer Wert.

Es ist zu erwarten, daß derartig tiefgreifende morphologische Umgestaltungen, wie sie die C-Keimlinge aufweisen, parallel gehen werden mit Veränderungen physiologischer Natur. Diese in der bisherigen

Literatur verhältnismäßig wenig beachtete Seite der Colchicinwirkung darf jedoch gerade im Hinblick auf die praktische Züchtungsarbeit nicht vernachlässigt werden; denn es sind zweifellos in erster Linie Stoffwechselstörungen, die den bei allen praktischen Arbeiten mit Colchicin immer wieder auftretenden hohen Prozentsatz absterbender Keimlinge bzw. letaler Organschädigungen bedingen.

Da die pralle Sukkulenz der C-Keimlinge auf einen gegenüber den Kontrollen veränderten Wasserhaushalt schließen läßt, wurde als das Nächstliegende für beide der osmotische Wert bestimmt. Meines Wissens erstrecken sich die bisherigen Arbeiten über die osmotischen Verhältnisse (BECKER 1931, SCHLÖSSER 1936, HESSE 1938, GREIS 1940, GYÖRFFY 1941, EHRENSBERGER 1948), soweit sie überhaupt an *colchicin*-induzierten Polyploiden durchgeführt wurden, sämtlich auf ausgewachsene Pflanzen, bei denen direkte toxische Wirkungen des Alkaloids nicht mehr vorgelegen haben dürften. Noch aus einem weiteren Grunde war eine Überprüfung des Wasserhaushaltes colchicinierter Keimlinge angebracht. WERNER (1939) vermutet nämlich aus theoretischen Überlegungen heraus, daß die Organverdickungen an C-Keimlingen als Folge eines Assimilatestaues, hervorgerufen durch ungestörte assimilatorische Tätigkeit der Plastiden bei gleichzeitiger Wachstumshemmung, anzusehen seien.

Die Bestimmung des osmotischen Wertes erfolgte nach der grenzplasmolytischen Methode 5—6 Std nach Einbringen der vorher 30 min lang gewässerten Schnitte in die Lösungen. Als Versuchsmaterial diente die Hypokotylepidermis 3 Wochen alter *Lepidium*- und *Petroselinum*-C-Keimlinge und Kontrollen, als Plasmolytikum Rohrzuckerlösung. Orientierende Vorversuche ergaben bereits starke Abweichungen zwischen den osmotischen Werten, so daß im folgenden nur je 10 Keimlinge zur Messung gelangten.

Das statistisch gut gesicherte (P wesentlich kleiner als 0,0027) Versuchsergebnis ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

Es stimmt in seiner Grundtendenz mit den Ergebnissen der oben erwähnten, an künstlich erzeugten Polyploiden durchgeführten Untersuchungen, die im wesentlichen eine Erniedrigung des osmotischen Wertes mit steigender Chromosomenzahl ergaben, überein, doch ist hier,

Tabelle 1. *Osmotischer Wert in den Epidermiszellen des Hypokotyls von Lepidium- und Petroselinum-C-Keimlingen und Kontrollen.*

		Grenzplasmolytische Konzentration in Mol Rohrzuckerlösung M ± m	Osmotischer Wert in Atm.
Lepidium	C-Keimlinge . .	0,330 ± 0,006	9,0
	Kontrollen . . .	0,445 ± 0,005	12,5
Petroselinum	C-Keimlinge . .	0,240 ± 0,005	6,5
	Kontrollen . . .	0,375 ± 0,007	10,3

sowohl für *Lepidium* wie auch voraussichtlich für *Petroselinum*, nicht wie dort die Chromosomenzahlerhöhung der maßgebende Faktor, sondern die rein toxische, mit C-Mitosen nicht direkt in Zusammenhang stehende Colchicinwirkung. Diese Deutung läßt für *Lepidium* keinen Zweifel zu, denn — das Ergebnis der karyologischen Untersuchungen sei schon vorweggenommen — die gesamte Hypokotylepidermis setzt sich aus diploiden Zellen zusammen, obwohl, nach der ausgeprägten Sukkulenz des Organes zu urteilen, eher polyploides Gewebe zu erwarten wäre.

Etwas verwickelter liegen die Verhältnisse bei *Petroselinum*. Zwei Punkte sind hier zu berücksichtigen, die eine Klärung der Dinge wesentlich erschweren; einmal der, daß die Hypokotylepidermis ein aus verschiedenwertigen Zellen gebildetes mixoploides Gewebe darstellt, nach groben Schätzungen zur Hauptsache aus tetra- und octoploiden Zellen bestehend, und andererseits die Tatsache, daß es sich bei den *Petroselinum*-C-Keimlingen um nicht ausdifferenziertes, in seinem Teilungswachstum steckengebliebenes Gewebe handelt, dessen meristematischer Charakter sich eigentlich in einer höheren Zellsaftkonzentration als bei den ausgewachsenen Organen spiegeln sollte. Wenn trotz der hinsichtlich der osmotischen Verhältnisse bei C-Keimlingen gegensätzlichen Erwartungen vom karyologischen und vom entwicklungsphysiologischen Standpunkt aus der osmotische Wert um etwa 4 Atm. niedriger liegt als bei den Kontrollen, so darf wohl, auch aus Analogieschlüssen zu *Lepidium*, gefolgert werden, daß in erster Linie, neben der erhöhten Chromosomenzahl, ein toxischer, das Plasma direkt verändernder Colchicineinfluß dafür verantwortlich ist. Gestützt wird diese Ansicht unter anderem durch Viskositätsuntersuchungen Mairolds (1943), die gleichsinnige Zustandsänderungen des Zytoplasmas durch das Alkaloid sogar bei alten, ausgewachsenen Zellen[1], also ebenfalls unter Beibehaltung der diploiden Valenzstufe, ergaben.

Die oben erwähnten hypothetischen Ansichten Werners werden durch das Versuchsergebnis eindeutig widerlegt. Nicht der Assimilatestau, der im übrigen auch mikrochemisch nicht nachweisbar ist, sondern gerade im Gegenteil der höhere Wassergehalt der Zellen ist charakteristisch für die sukkulenten Organe. Außerdem dürften unter diesen Umständen auch Ursache und Wirkung gerade umgekehrt liegen. Nahm Werner die Organverdickung als Folge des Assimilatestaues an, so ist jetzt eher daran zu denken, daß das Zustandekommen der Sukkulenz infolge abnormer Zellstreckung als primäre Reaktion zu einer Verwässerung des Zellsaftes führt.

[1] Eigene, lediglich orientierende Versuche über die Plasmolyseform deuten darauf hin, daß parallel mit dem Absinken des osmotischen Wertes bei den C-Keimlingen erwartungsgemäß auch die Hydratation der Plasmakolloide gesteigert ist.

5. Transpiration.

Bei dem fast völligen Fehlen normaler Spaltöffnungen an *Petroselinum*-C-Keimlingen ist zunächst damit zu rechnen, daß Assimilation, Dissimilation und Transpiration stark reduziert sein werden, selbst wenn man unterstellt, daß eine in diesen jungen Entwicklungsstadien nur schwach ausgebildete Cuticula normal arbeitende Schließzellen bis zu einem gewissen Grade entbehrlich macht.

An Stelle der allgemein üblichen Methoden der Transpirationsmessung, die technischer Schwierigkeiten wegen nicht durchführbar waren, wurden die Gewichtsverluste von je 20 Pflänzchen (3 Wochen alte *Petroselinum*-C-Keimlinge und Kontrollen) in einem 7tägigen einfachen Welkeversuch ermittelt. Wenn dieser Versuch trotz der Bedenken, die gegen seine Verwertbarkeit angeführt werden können, überhaupt erwähnt wird, so nur deshalb, weil die Ergebnisse so stark von dem zu erwartenden Resultat abweichen, daß selbst unter Berücksichtigung der Fehlerquellen doch zumindest richtungsweisende Aufschlüsse über die die Transpiration beeinflussenden Colchicinwirkungen zu gewinnen sind.

Bedient man sich der Transpirationsfläche als Bezugseinheit — in diesem Falle die einzig mögliche, da es sich darum handelt, den Einfluß der Spaltöffnungen auf die Transpiration zu erfassen —, so ist von vornherein und die ganze Versuchsdauer über der Gewichtsverlust zwischen den Einzelwägungen bei den C-Keimlingen bedeutend höher als bei den Kontrollen, und zwar, wie aus Tabelle 2 hervorgeht, in den ersten 4 Std des Welkens um etwa das Doppelte, in den folgenden sogar um das 4—5fache.

Tabelle 2.

	Gewichtsverlust in Gramm bezogen auf die Transpirationsfläche	
	C-Keimlinge	Kontrollen
In den ersten 4 Std	0,4076	0,2315
Von der 4. bis zur 8. Std . . .	0,2063	0,0585
Von der 8. bis zur 12. Std . . .	0,1664	0,0300
Von der 12. bis zur 16. Std . . .	0,1174	0,0220
Von der 16. bis zur 20. Std . . .	0,0906	0,0202
Von der 20. bis zur 24. Std . . .	0,0798	0,0188

Es ergibt sich somit das Paradoxon, daß trotz Fehlens funktionsfähiger Spaltöffnungen die Transpiration ansteigt. Eine Erklärung hierfür dürfte in der Herabsetzung des Transpirationswiderstandes der Oberfläche durch das Colchicin zu suchen sein. Die Membran wird wasserdurchlässiger, die cuticuläre Transpiration abnorm gesteigert. Über die dazu führenden kausalen Zusammenhänge können nur Vermutungen angestellt werden; so ist in der bisherigen Literatur (MAIROLD 1943, GORTER 1945) bereits mehrfach darauf hingewiesen worden, daß die C-Behandlung Störungen der Membranbildung bzw. Anomalien

zur Folge hat, und GORTER (1945) gelang der polarisationsmikroskopische Nachweis einer durch das Colchicin hervorgerufenen Lageänderung der Zellulosemizelle an den Wurzelhaarspitzen der verschiedensten Spezies. Nimmt man etwas Ähnliches auch für die Membran von C-Keimlingen an, so wäre ein ungenügender Wasserabschluß infolge unregelmäßiger, nicht geordneter Lage der Mizelle durchaus denkbar. Die Stärke der Cuticula scheint in diesem Zusammenhange keine Rolle zu spielen, denn Unterschiede in der Dicke konnten zwischen Kontrollpflänzchen und C-Keimlingen nicht festgestellt werden.

Die Stoffwechselleistungen der C-Keimlinge erfahren also voraussichtlich durch das Fehlen funktionsfähiger Stomata keine wesentliche Einschränkung; ebenso dürfte weder die mangelnde Lebensfähigkeit noch die Sukkulenz derartiger Keimlinge ursächlich hiermit im Zusammenhang stehen.

6. Stimulation des Längenwachstums durch schwach konzentrierte Colchicinlösungen.

Als Nebenergebnis anderer Versuchsreihen wurde häufig die Beobachtung gemacht, daß die mit stark verdünnten, nicht mehr c-mitotisch wirksamen Colchicinlösungen behandelten Keimlinge sich üppiger entwickelten als die Kontrollpflänzchen, augenfällig vor allem hinsichtlich der Hypokotyl- und Wurzellängen. Die Tatsache als solche ist nicht neu. So finden sich in der Colchicinliteratur mehrfach Hinweise dieser Art (HAVAS 1938, MÜNTZING und RUNQUIST 1939, MAIROLD 1943, SAÏD 1945), doch fehlen, abgesehen von der MAIROLDschen Arbeit, in der der Konzentrationsbereich von 10^{-3}—10^{-4}% näher untersucht wird, meines Wissens umfangreichere Untersuchungen mit zahlenmäßig belegten Ergebnissen.

Nach dem üblichen Verfahren mit verschieden konzentrierten C-Lösungen (10^{-2}, 10^{-3}, 10^{-4} und 10^{-5}%) behandelte Samen von *Lepidium* und *Petroselinum*, je Konzentration 50—60, wurden nach Durchbruch der Radicula in Blumentöpfe mit feuchter Gartenerde pikiert und gemeinsam mit gleichaltrigen Kontrollkeimlingen zur Erzielung etiolierter, die zu erwartenden Längenunterschiede besonders deutlich zeigender Hypokotyle in eine Dunkelkammer gestellt. Die Temperatur während der Colchicinierung und im Versuchsraum betrug durchschnittlich 19° C. Bei *Lepidium* 6, bei *Petroselinum* 7 Tage nach dem Auskeimen wurden die Hypokotyllängen mit einer Genauigkeit von $\pm$ 1 mm gemessen.

Außerdem wurden zahlreiche weitere nicht nur das Hypokotyl-, sondern auch das Wurzelwachstum erfassende, im Prinzip gleiche Versuche angestellt, die zumeist einen größeren Konzentrationsbereich (10^{-1}—10^{-10}%) berücksichtigen, im übrigen aber in den verschiedensten Punkten der technischen Durchführung von Fall zu Fall abgeändert wurden.

Einwandfreie Ergebnisse, wie sie Tabelle 3 für die oben beschriebene Versuchsanordnung veranschaulicht, wurden lediglich bis zu Verdünnungen von 10^{-5}% erhalten. Für *Petroselinum* ist die Differenz zwischen

der Durchschnittslänge unbehandelter Hypokotyle und der bei der am stärksten das Wachstum fördernden C-Konzentration als statistisch gut gesichert anzusehen ($P = 0{,}0015$); bei *Lepidium* dagegen ist diese Forderung unter Zugrundelegung der von PÄTAU (1943) zur statistischen Versuchsauswertung gegebenen Richtlinien nicht ganz erfüllt ($P = 0{,}033$). Doch darf aus Analogieschlüssen zu *Petroselinum* und vor allem aus den Resultaten der übrigen Versuche auch hier mit Recht auf eine wachstumsstimulierende Wirkung des Colchicins bei entsprechender Verdünnung geschlossen werden. Die Ergebnisse stehen im Einklang mit denen MAIROLDS (1943), die ebenfalls im Bereich der Konzentration von etwa 10^{-4}% eine Förderung des Längenwachstums an Lupinenkeimlingen nachweisen konnte. Ihre Untersuchungen erstrecken sich jedoch auf die Wurzeln, nicht Hypokotyle.

Tabelle 3.
Stimulation des Hypokotyl-Längenwachstums durch schwach konzentrierte C-Lösungen.

Anzahl Keimlinge	C-Konzentration in %	Durchschnittslänge des Hypokotyls: M ± m in Millimeter	Durchschnittslänge des Hypokotyls: bezogen auf Kontrolle = 100
		Lepidium	
55	Kontrollen	53 ± 2,08	100
52	10^{-5}	55 ± 1,55	104
53	10^{-4}	59 ± 1,78	111
55	10^{-3}	56 ± 1,52	106
50	10^{-2}	46 ± 1,81	87
		Petroselinum	
51	Kontrollen	39 ± 1,88	100
57	10^{-5}	48 ± 1,79	123
54	10^{-4}	37 ± 2,15	95
56	10^{-3}	24 ± 1,74	62
51	10^{-2}	4 ± 0,24	10

Daß *Lepidium* sich als resistenter dem Colchicin gegenüber erweist als *Petroselinum*, war aus anderen, später noch zu erörternden gleichsinnigen Beobachtungen zu erwarten. Grundlegende Differenzen im Verhalten der beiden Arten ergaben sich nicht.

Im Bereich der C-Konzentrationen von 10^{-5}—10^{-10}% waren eindeutige Ergebnisse nicht zu erzielen. Unerklärlicherweise — Unterschiede in der Versuchsanordnung kamen als Begründung nicht in Betracht — schwankte nicht nur der Grad der Wachstumsförderung bzw. -hemmung von Versuch zu Versuch, sondern verschoben sich auch die als stimulierend erkannten Konzentrationsstufen das eine Mal mehr zur Seite der stärkeren Verdünnungen, das andere Mal mehr zu der der schwächeren hin. Trotz mancher Unklarheiten bleibt aber eine gemeinsame große Linie, die in allen Versuchen immer wieder beobachtet wurde, und zwar die, daß die Kurve der Wachstumsförderung von 10^{-10} bis zu 10^{-5}% nicht etwa langsam ansteigt, sondern noch einen (*Petroselinum*) bzw. zwei (*Lepidium*) weitere Gipfel aufweist, die je nach Spezies und Testorgan bei verschiedenen Verdünnungsgraden liegen.

Aufschlußreiche Folgerungen ergeben sich aus der Beobachtung des Wurzelwachstums. Es wird in annähernd dem gleichen Umfange wie das der Hypokotyle durch schwach konzentrierte C-Lösungen stimuliert, ist dem Colchicin gegenüber jedoch erheblich unempfindlicher. Diese zweite Feststellung ist insofern interessant, als in der bisherigen Literatur (Werner 1939, Straub 1941), gerade das Gegenteil angegeben, dem Sproß also eine größere Resistenz als der Wurzel zugeschrieben wird. Das mag im allgemeinen, wenigstens hinsichtlich des Polyploidisierungseffektes, stimmen, bei den vorliegenden Untersuchungen an Keimlingen ist jedoch zumindest für das durch toxische C-Wirkungen beeinflußte Längenwachstum Umgekehrtes zu verzeichnen. Wie soll man sonst die in allen Versuchen erhärtete Tatsache erklären, daß die Wurzeln von *Lepidium*-Keimlingen, die 7 Tage lang in einer 0,01%igen C-Lösung kultiviert werden, größere Längen aufweisen als die der Kontrollpflanzen (Durchschnittswerte von je 30 Sämlingen z. B.: 54 zu 48 mm), die Hypokotyle aber den unbehandelten Keimlingen gegenüber bei gleichzeitiger Sukkulenz sehr stark in ihrem Längenwachstum gehemmt sind (9 zu 40 mm)[1]?

7. *Avena- und Helianthus-Testversuche mit Colchicin.*

Die Ergebnisse der Stimulationsversuche gaben die Anregung, erneut einer Frage nachzugehen, die schon zu Beginn der Colchicinforschung gestellt und seitdem immer wieder aufgegriffen wurde, nämlich der, ob und inwieweit die Wirkungen des Alkaloids mit denen der bekannten pflanzlichen Wuchsstoffe wie Auxin bzw. Heteroauxin vergleichbar sind. Auf diesem Gebiet weitere Untersuchungen anzustellen, schien auch deshalb angebracht, weil aus der zur Verfügung stehenden Literatur keine Hinweise zu entnehmen waren, daß das Colchicin jemals in einer der üblichen *Avena*-Testmethoden auf seine Eigenschaft als Wuchsstoff geprüft wurde. Lediglich Havas (1938) gibt an, daß es im Erbsentest nach Went völlig unwirksam blieb. Doch gerade der Erbsentest ist in seinen theoretischen Grundlagen und vor allem in seiner Eignung sehr umstritten (Jost und Reiss 1936).

Die Wuchsstoffwirksamkeit des Colchicins wurde mit *Avena*-Koleoptilen und *Helianthus*-Keimlingen nach den bekannten Methoden von Went (1928), Laibach

[1] Vielleicht ist jedoch auch daran zu denken, die unterschiedliche Reaktion der beiden Organe auf wachstumsphysiologische Momente zurückzuführen (Wurzeln: Teilungs- und Streckungswachstum; Hypokotyle: reines Streckungswachstum). Sieht man hierin eine Erklärungsmöglichkeit, so muß angenommen werden, daß die nach Versuchsbeginn aus den Mitosen des Wurzelvegetationspunktes neu hervorgehenden Zellen nunmehr immun gegen die Toxidität des Alkaloids sind. Dann aber ist kein Grund mehr vorhanden, das primäre Gewebe der Radicula nicht als genau so colchicinempfindlich anzusehen wie die Zellen des Hypokotyls; prinzipielle Unterschiede zwischen Sproß und Wurzel würden also entfallen.

und LOTZ (1936) und auch SKOOG (1937) getestet. Die Anordnung der Versuche wurde im einzelnen immer wieder abgeändert, um durch zahlreiche Varianten in der technischen Durchführung die möglicherweise ein negatives Ergebnis verursachenden Fehlerquellen, wie sie bei einseitiger Versuchsanordnung leicht auftreten können, auszuschalten. Kontrollversuche mit β-Indolylessigsäure verliefen erwartungsgemäß und bewiesen damit generell die Reaktionsfähigkeit der verwendeten Koleoptilen auf Wuchsstoffe. Der völlig negativen Resultate wegen wird auf eine eingehende Beschreibung der Methoden verzichtet. Die technischen Angaben sind im Kieler Botanischen Institut niedergelegt.

Das Ergebnis aller Versuche läßt sich in wenigen Worten zusammenfassen. In den zur Anwendung gelangten Konzentrationen von 10^{-0} bis 10^{-6}% vermag das Colchicin keinerlei Krümmungsreaktionen auszulösen; lediglich unphysiologisch hohe Konzentrationen (10^{-0}%) führen nach etwa 2 Tagen zu positiven Krümmungen bis zu 30°. Ebenso konnte ein Einfluß auf das Längenwachstum der Testobjekte in keinem Falle beobachtet werden. Damit ist als erwiesen anzusehen, daß das Colchicin weder im engeren Sinne das Auxin selbst zu ersetzen noch es wie die β-Indolylessigsäure zu aktivieren vermag. Wie sich statt dessen in theoretischen Vorstellungen die Wirkungsweise des Colchicins deuten läßt, wird zusammenfassend in der Besprechung der Ergebnisse behandelt werden.

Bemerkenswert ist, daß die relativ starken Konzentrationen von 10^{-1} und 10^{-2}%, die bei der Samenbehandlung zu einer Entwicklungshemmung führen, bei den vorliegenden Testobjekten völlig wirkungslos bleiben und auch keine positiven Krümmungen auszulösen vermögen. Als Grund wird angenommen, daß das Streckungswachstum hier schon soweit fortgeschritten ist, daß das Colchicin seine Wirksamkeit nicht mehr entfalten kann.

IV. Vergleichende Untersuchungen zwischen *Lepidium*- und *Petroselinum*-C-Keimlingen.

1. Habitus.

Für einen Vergleich zwischen 2 Formen ist es zunächst wichtig, eine geeignete Bezugsbasis zu finden. Gerade in vorliegendem Falle ist diese Bedingung nicht leicht zu erfüllen. Denn *Petroselinum* wird durch die gleiche Colchicinkonzentration stärker beeinflußt als *Lepidium*. Verwendet man daher für einen Vergleich Keimlinge, die durch dieselbe C-Konzentration erzielt wurden, so sind diese in ihrem physiologisch-morphologischen Bild streng genommen nicht vergleichbar, da sie durch das Colchicin in ungleichem Maße geschädigt wurden. Umgekehrt werden Keimlinge, die sich in ihrer Konstitution annähernd entsprechen, das Produkt einer Samenbehandlung mit verschieden konzentrierten Lösungen sein und aus diesem Grunde für eine Gegenüberstellung nicht die geeignete Basis abgeben.

Tabelle 4 mag diese Schwierigkeiten noch einmal erläutern. Aus ihr geht hervor, daß die *Lepidium*-Keimlinge jeweils den *Petroselinum*-Keimlingen der nächstgeringeren Konzentration entsprechen; so ist z. B. *Lepidium* 10^{-1}% seinem Habitus nach, der ja die Stärke der Colchicinwirkung widerspiegelt, ungefähr *Petroselinum* 10^{-2}% gleichzusetzen. Ähnliches ergibt sich für die anderen Konzentrationsstufen. Die Angaben in der Tabelle beziehen sich auf das in zahlreichen Versuchen beobachtete Durchschnittsverhalten der Keimlinge, schließen also gelegentliche Abweichungen davon nicht aus. Denn die Colchicinwirkung ist ja nicht nur konzentrationsbedingt, sondern daneben auch noch von weiteren Faktoren wie z. B. der Temperatur abhängig.

Tabelle 4. *Morphologie der C-Keimlinge in Abhängigkeit von der C-Konzentration* (die Angaben beziehen sich auf eine 24-Std-Behandlung).

C-Konzentration in %	*Lepidium*			*Petroselinum*		
	Sukkulenz des Hypokotyls	Keulige Anschwellung der Radicula	Durchwachsen der keuligen Anschwellung	Sukkulenz des Hypokotyls	Keulige Anschwellung der Radicula	Durchwachsen der keuligen Anschwellung
10^{-0}	+	+	—	+	+	—
10^{-1}	+	+	+	+	+	—
10^{-2}	±	—	+	+	+	+
10^{-3}	—	—	+	±	—	+
10^{-4}	—	—	+	—	—	+

Die Schwierigkeiten bei der Wahl einer geeigneten Vergleichsbasis wurden meistens dadurch umgangen, daß Keimlinge nicht nur einer, sondern mehrerer Konzentrationsstufen gegenübergestellt wurden. Lediglich für die vergleichenden Untersuchungen der Kotyledonenmorphologie und -anatomie dienten *Lepidium*- und *Petroselinum*-Keimlinge der gleichen Konzentration, 10^{-1}%. Doch ist das in diesem Falle gerechtfertigt, da, wie laufende Überprüfungen zeigten, die Hypokotyle und Kotyledonen der 10^{-1}%-*Petroselinum*-Keimlinge sowohl makroskopisch wie auch mikroskopisch nicht von denen der vom physiologischen Standpunkt aus für einen Vergleich geeigneteren Konzentration 10^{-2}% zu unterscheiden sind.

Ganz allgemein betrachtet, zeigen die C-Keimlinge von *Lepidium* und *Petroselinum* (Abb. 1 c und e) beide die typischen Merkmale der Colchicineinwirkung: mehr oder weniger stark ausgeprägte Sukkulenz in allen Organen und relativ dunkles Blattgrün. Unterschiede ergeben sich jedoch schon in der Radiculaschwellung, die bei *Petroselinum* zu fast kugelähnlichen Gebilden führen kann, während sie bei *Lepidium* nur schwach angedeutet auftritt. Noch auffälliger werden diese Unterschiede, wenn man die C-Keimlinge den dazugehörigen Kontrollen (Abb. 1 a und d) gegenüberstellt. So ist die durchschnittliche Kotyledonengröße bei colchicinierten und unbehandelten *Lepidium*-Keimlingen annähernd gleich, auch sind die Kotyledonen bei den C-Keimlingen nicht

wesentlich dicker (Abb. 4). Bei *Petroselinum* aber treten erhebliche Differenzen in der Morphologie der Keimblätter zwischen Kontrollen und colchicinierten Keimlingen auf; die Kotyledonenoberfläche 4 Wochen alter unbehandelter *Petroselinum*-Keimlinge ist etwa um das 9fache größer, die Blattdicke dagegen um das 2fache geringer als bei den C-Keimlingen (Abb. 4). Das gleiche gilt sinngemäß auch für die Zellformen. Das Hypokotyl wiederum ist sowohl bei *Lepidium* wie auch *Petroselinum* stark verkürzt und sukkulent. Es ist das bei *Lepidium* am stärksten durch das Colchicin geschädigte Keimlingsorgan, weil es embryonal in seinem Streckungswachstum noch nicht so weit fortgeschritten ist wie die Kotyledonen und daher Plasma- und Zellwandgefüge dem Alkaloid bessere Angriffsmöglichkeiten bieten.

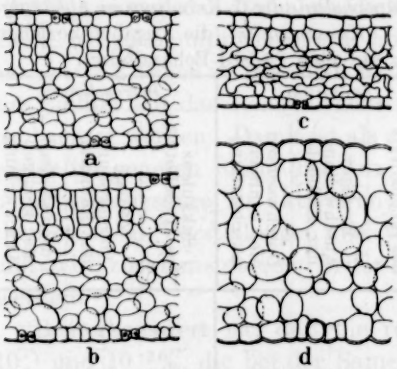


Abb. 4 a—d. Kotyledonenquerschnitte. *Lepidium:* a Kontrolle, b C-Keimling. *Petroselinum:* c Kontrolle, d C-Keimling. Vergr. 50.

Die geringere Empfindlichkeit von *Lepidium* gegenüber dem Colchicin ist sicherlich im Grunde artspezifisch bedingt, wobei mit unseren Mitteln nicht erfaßbare innere Faktoren maßgebend von Bedeutung sein dürften, doch läßt sich auch schon aus der Samenbeschaffenheit und den Keimungsvorgängen ableiten, daß eine intensivere Behandlung mit Colchicin erforderlich sein wird, wenn hier das gleiche erreicht werden soll wie bei *Petroselinum*. So ist einmal der relativ große Embryo bei *Lepidium* auf einem wesentlich höheren Entwicklungsstadium als bei *Petroselinum*, und andererseits dürfte der bei der Keimung aus den verquellenden Samenschalen gebildete Schleim einen Großteil des Colchicins absorbieren und vielleicht auch die Permeabilität für das Alkaloid herabsetzen. Möglicherweise wird auch noch die Keimschnelligkeit in diesem Zusammenhang eine Rolle spielen.

2. Lebensfähigkeit.

Zur Bestätigung des schon von anderer Seite erbrachten Nachweises der erfolgversprechenden Samenbehandlung bei *Lepidium* (RUGE 1943) bzw. der negativen bei den Umbelliferen (STRAUB 1941) wurden eigene Versuche angesetzt, die in ihren Ergebnissen vollauf den Erwartungen entsprachen.

a) Lepidium. Für *Lepidium* ergaben sich bei 24stündiger Behandlungsdauer mit 0,1%iger Lösung zu annähernd 10%, bezogen auf die

überlebenden Keimlinge, denn etwa ein Drittel ging in den ersten 5 Wochen nach der Behandlung ein, Pflanzen mit polyploiden Primärblättern. Inwieweit diese meist hochgradig mixoploiden Individuen mit zunehmendem Alter zu Pflänzchen mit einheitlicher, polyploider Valenzstufe heranzuwachsen oder diploide Organe zu regenerieren vermochten, wurde nicht näher untersucht. Im Gegensatz zu *Petroselinum* fällt auf, daß selbst bei relativ stark colchicingeschädigten Keimlingen sich die Plumula fast stets weiterentwickelt. Die die keulige Anschwellung der Radicula durchwachsenden Wurzeln sind größtenteils äußerlich nicht von denen der Kontrollen zu unterscheiden.

Eine 10fach stärkere Colchicinlösung (1%) hat für alle Keimlinge bereits letale Folgen, während schwächere Konzentrationen (0,01%) nur in seltenen Ausnahmefällen noch Hypokotylverdickung und, meist parallel damit gehend, Polyploidie im Sproßvegetationspunkt auszulösen vermögen. Doch ist das mixoploide Verhältnis hier so stark zugunsten diploider Zellen verschoben, daß normalerweise diese allein die Weiterentwicklung übernehmen.

b) Petroselinum und Anethum. Im Gegensatz zu *Lepidium* stockt die Entwicklung der untersuchten Umbelliferen-Sämlinge auf dem Keimlingsstadium vollkommen. Aus der Plumula hervorgehende Laubblätter oder auch nur Ansätze hierzu sind nicht vorhanden. Die Keimlinge bleiben noch etwa 4—6 Wochen am Leben und fallen dann leicht bakteriellen und pilzlichen Zersetzungsvorgängen zum Opfer. Diese Angaben gelten für eine 24stündige Samenbehandlung mit 0,1%iger C-Lösung. Interessant ist es nun, daß sich das Bild auch bei einer Konzentration von 0,01%, die ja in diesem Falle die einzige Vergleichsmöglichkeit darstellt (s. Abb. 12), kaum ändert. Obwohl hier normale Wurzeln ausgebildet werden, bleibt das morphologische Aussehen der oberirdischen Teile gleich, und nur in seltenen Ausnahmefällen entwickeln sich aus der Plumula Laubblätter. So erlangte bei einer entsprechenden Versuchsreihe mit 60 *Petroselinum*-C-Keimlingen nur einer dieses Stadium, und zwar mit diploiden Folgeblättern. Verdünnt man die Colchicinlösung nochmals um das 10fache auf 0,001%, so ist die Konzentration zu schwach, um noch in großem Ausmaße polyploidisierend zu wirken. Fast alle Keimlinge entwickeln sich völlig normal wie die Kontrollpflanzen; nur ausnahmsweise bringt der Sproßvegetationspunkt polyploides Gewebe hervor, das aber bald von diploiden sich durch eine höhere Zellteilungsrate auszeichnenden Zellen überwuchert wird.

Ob ein Primärblatt rein diploid ist oder sich aus Zellen höherer Valenzstufen zusammensetzt, kann bei einiger Übung schon mit Sicherheit aus der Form und Farbe des Blattes beurteilt werden. Zusätzliche Messungen der Spaltöffnungsgrößen bestätigten in allen Fällen die Vermutungen.

Trotz umfangreichen Samenmaterials[1], das in weiteren Versuchen zur Erzeugung polyploider Pflanzen colchiciniert wurde, konnten, von einer Ausnahme abgesehen, keine über das Keimlingsstadium hinaus polyploiden Pflanzen erzielt werden. Auch hier wieder ergab sich, daß entweder das Wachstum der Sämlinge in einem über die Kotyledonen nicht hinausgehenden Stadium völlig zum Stillstand kam oder daß bei schwacher Colchicinwirkung normale, rein diploide Pflanzen heranwuchsen. Je stärker die Konzentration und je länger die Behandlungsdauer, um so deutlicher machte sich der hemmende Einfluß des Alkaloids bemerkbar. Daß auch die diploiden Pflanzen in ihrem Gesamtgefüge noch erheblich durch das Colchicin geschädigt werden können, zeigten zahlreiche Krüppelformen unter ihnen, die wohl in erster Linie auf ein infolge der Colchicinbehandlung mangelhaft ausgebildetes Wurzelsystem zurückzuführen waren.

Die oben erwähnte einzige Ausnahme einer aus colchicinierten Samen gezogenen polyploiden Umbellifere bildet eine *Anethum*-Pflanze, die als Same für 6 Std mit einer 0,2%igen C-Lösung behandelt worden war. Sie wurde erst 11 Wochen nach Versuchsbeginn beobachtet und war im ganzen Habitus so abweichend von den Kontrollen und typisch für polyploides Gewebe — dunkles Blattgrün, auffallende Sukkulenz aller Organe, gedrungener Wuchs und starke Wachstumshemmung —, daß, obwohl der zytologische Nachweis aussteht, kein Zweifel an der höheren Chromosomenzahl (tetraploid?) dieser Pflanze bestehen kann. Messungen der Spaltöffnungsgröße in Gegenüberstellung mit unbehandelten normalen Pflanzen ergaben das etwa zu erwartende Verhältnis von 1,8:1 in der Länge. Die Abb. 5 und 6 zeigen eine Photoaufnahme und Gewebeausschnitte dieser Pflanze neben den dazugehörigen Kontrollen.

Als Besonderheit wäre noch nachzutragen, daß es sich um einen Keimling mit 3 Kotyledonen handelte, eine Abnormität, die auch sonst gelegentlich bei *Anethum* und *Petroselinum* gefunden wurde.

Trotz aller Bemühungen, die Pflanze zum Blühen zu bringen oder zumindest am Leben zu erhalten, begann sie nach rund 12 Wochen zu welken und war nach weiteren 3 Monaten völlig vertrocknet. Die Weiterentwicklung stagnierte schätzungsweise schon im Alter von 9—10 Wochen auf einem Stadium, in dem nur die ersten 3 Laubblätter vorhanden waren. Das ist um so bemerkenswerter, als andererseits ein voll entwickeltes und funktionsfähiges Wurzelsystem zur Verfügung stand.

Das Beispiel der polyploiden *Anethum*-Pflanze beweist, daß es auch bei den zur Untersuchung gelangten Umbelliferen möglich ist, in sehr

[1] Insgesamt rund 6000 *Anethum*- (Keimfähigkeit jedoch nur 20%) und 7000 *Petroselinum*-Samen wurden in mehreren Versuchsreihen bei variierender Behandlungsdauer (je Konzentrationsstufe 1, 6, 24 und 48 Std) mit verschieden konzentrierten C-Lösungen (0,1, 0,2 und 0,3%) behandelt.

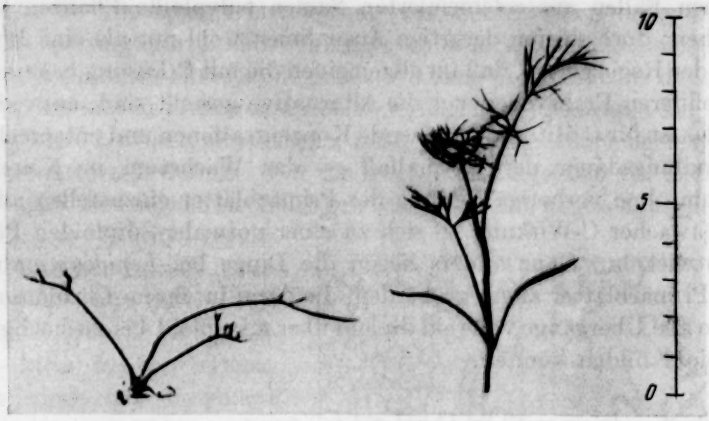


Abb. 5. *Anethum graveolens.* Links die polyploide (tetraploide?) Pflanze, etwa 3 Monate alt; rechts eine diploide Kontrollpflanze auf der gleichen Entwicklungshöhe, aber nur 4 Wochen alt.

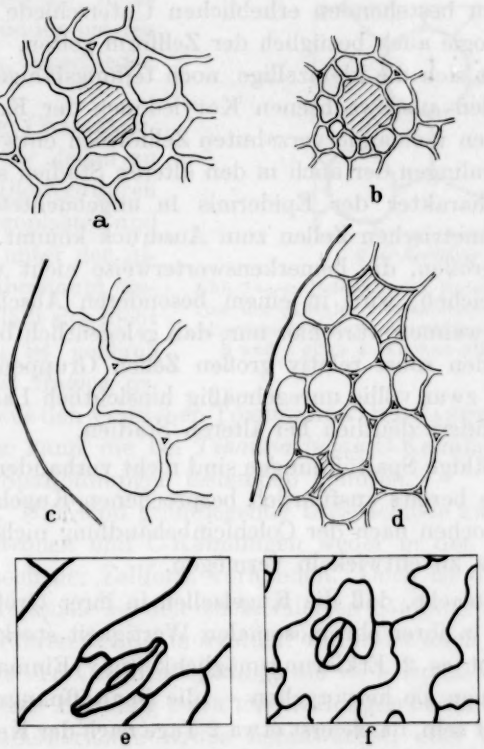


Abb. 6 a—f. *Anethum graveolens.* Ölgang mit Drüsenepithel (a und b), Epidermisausschnitt mit Rindengewebe aus dem Blattstiel (c und d) und Flächenbild der Blattunterseite (e und f). Links die polyploide (tetraploide?) Pflanze, rechts die Kontrolle. Vergr. a—d 320, e und f 240.

seltenen Fällen aus colchicinierten Samen polyploide Pflanzen heranzuziehen; doch dürfen derartige Ausnahmen wohl nur als eine Bestätigung der Regel gelten, daß im allgemeinen die mit C-Lösung behandelten Umbelliferen-Embryonen vor die Alternative gestellt sind, entweder — und das ist für C-Mitosen auslösende Konzentrationen und entsprechende Behandlungsdauer der Normalfall — das Wachstum im Keimlingsstadium ohne vorherige Bildung der Primärblätter einzustellen oder — bei schwacher C-Wirkung — sich zu einer normalen, diploiden Pflanze zu entwickeln. Ganz anders liegen die Dinge bei *Lepidium*, wo fast stets Primärblätter angelegt werden, die dann in ihrem Chromosomengefüge alle Übergänge von rein diploid über mixoploid bis zu hochgradig polyploid bilden können.

3. Zellmorphologie der Kotyledonenepidermis.

a) Petroselinum. Bereits im vorhergehenden wurde darauf hingewiesen, daß die zwischen 4 Wochen alten *Petroselinum*-C-Keimlingen und Kontrollen bestehenden erheblichen Unterschiede in der Kotyledonenmorphologie auch bezüglich der Zellform gelten. Wie aus Abb. 7 ersichtlich, hat sich die kleinzellige, noch teilungsfähige Epidermis des Embryo bei den ausgewachsenen Kotyledonen der Kontrollkeimlinge zu den typischen ineinanderverzahnten Zellformen entwickelt, während bei den C-Keimlingen der auch in den älteren Stadien stets noch meristematische Charakter der Epidermis in ungebuchteten, mehr oder weniger isodiametrischen Zellen zum Ausdruck kommt. Die Entwicklung der Zellgrößen, die bemerkenswerterweise nicht wesentlich voneinander abweichen, wird in einem besonderen Abschnitt behandelt werden. Zu erwähnen wäre hier nur, daß gelegentlich bei den C-Keimlingen neben den sonst relativ großen Zellen Gruppen von kleineren auftreten, und zwar völlig unregelmäßig hinsichtlich Lage und Häufigkeit und besonders deutlich bei älteren Stadien.

Funktionsfähige Spaltöffnungen sind nicht vorhanden. Statt dessen finden sich die bereits ausführlich besprochenen Kugelzellen, die sich auch einige Wochen nach der Colchicinbehandlung nicht mehr zu normalen Stomata zu entwickeln vermögen.

Für die Tatsache, daß die Kugelzellen in ihrer Größe und voraussichtlich auch in ihrer chromosomalen Wertigkeit stark untereinander abweichen, gibt es 2 Erklärungsmöglichkeiten. Einmal die, daß die Zellen, aus denen sie hervorgehen — die Spaltöffnungsinitialen selbst können es nicht sein, da sie erst etwa 2 Tage nach der Keimung gebildet werden (s. Abb. 10), die Colchicinbehandlung jedoch schon 1 Tag vorher erfolgt —, in ihrem Teilungswachstum verschieden weit fortgeschritten sind. Würde eine derartige embryonale Epidermiszelle, die schon sehr

frühzeitig für die spätere Ausbildung von Schließzellen determiniert sein muß, bei ungestörter Entwicklung noch *mehrere* Teilungen eingehen, so wird die plötzlich einsetzende Schockwirkung des Colchicins diese alle unterbinden und in mehreren aufeinanderfolgenden C-Mitosen zur Entstehung einer hochpolyploiden und daher großlumigen kugeligen Spaltöffnungsmutterzelle führen. Hat die fragliche Zelle jedoch vor Behandlungsbeginn ihre regulären Teilungen schon so weit abgeschlossen, daß der nächste Schritt bereits zur Bildung der Initiale führt, so wird die aus ihr hervorgehende Kugelzelle verhältnismäßig klein bleiben. Denkbar ist jedoch auch die andere Erklärungsmöglichkeit, daß die zellteilungs- und wachstumshemmende Wirkung des Colchicins aus inneren, nicht übersehbaren Gründen bei den einzelnen Zellen verschieden stark ist.

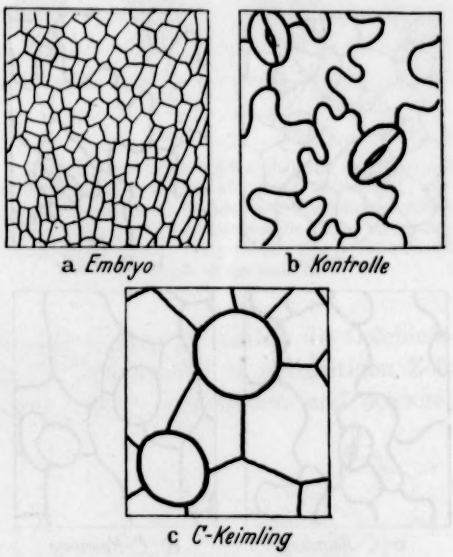


Abb. 7 a—c. *Petroselinum*. Epidermisausschnitte von der Kotyledonenunterseite verschiedener Altersstadien von C-Keimlingen und Kontrollen. b und c etwa 4 Wochen alt. Vergr. 240.

Inwieweit die Charakterisierung bestimmter Zellen zu Spaltöffnungsvorläufern durch Bildung von Chloroplasten und rundliche Form unter der Alkaloidwirkung überhaupt unterbunden wird, läßt sich nicht beurteilen, doch ist generell diese Möglichkeit fraglos gegeben, wie auch aus den Versuchen Tonzigs und Ott-Candelas (s. S. 352) gefolgert werden kann, die bei *Tinantia fugax*-C-Keimlingen keinerlei Anzeichen von Spaltöffnungen feststellen konnten.

b) Lepidium. Hier sind grundlegende Unterschiede zwischen 4 Wochen alten Kontrollen und C-Keimlingen weder in der Kotyledonen- und Zellgröße noch der Zellform vorhanden. Doch ist die Variationsbreite dieser 3 Merkmale bei den colchicinierten Sämlingen beträchtlich. Sie ist zurückzuführen auf die individuell und meist auch partiell wechselnde Intensität der Colchicinwirkung, die es beispielsweise mit sich bringt, daß der eine Keimling stark entwicklungsgehemmt ist, während der andere zu übernormaler Größe heranwächst, oder daß auch die beiden Kotyledonen eines Sämlings in ihrer Form erheblich voneinander abweichen. Bei normaler Entwicklung des einen bleibt der andere häufig klein und verkrüppelt. Außerdem findet sich nicht selten bei

in Form und Größe sonst ähnlichen Keimblättern das Epidermisgewebe auf einem unterschiedlichen Stand des Differenzierungswachstums. Zum Teil zeigt es neben vollentwickelten Spaltöffnungen die gebuchteten, ineinanderverzahnten Formen, wie sie für ältere unbehandelte Sämlinge typisch sind, zum Teil sind wie bei den *Petroselinum*-C-Keimlingen nur kugelige Spaltöffnungsmutterzellen inmitten eines nicht oder nur schwach gebuchteten Grundgewebes vorhanden.

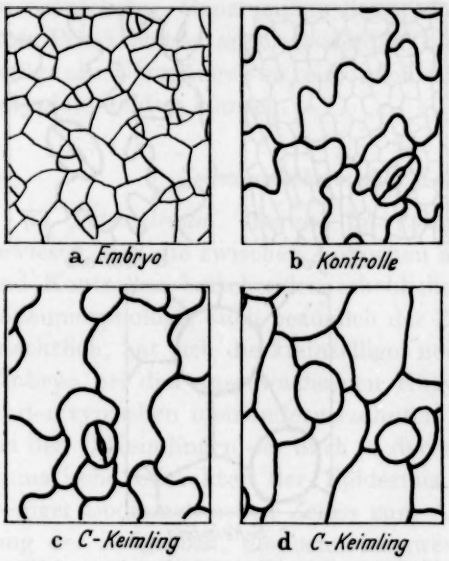


Abb. 8 a—d. *Lepidium*. Epidermisausschnitte von der Kotyledonenunterseite verschiedener Alters- und Entwicklungsstadien von C-Keimlingen und Kontrollen. b—d etwa 4 Wochen alt. Vergr. 240.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse sind entsprechende Epidermisausschnitte in Abb. 8 wiedergegeben. Vergleicht man die embryonale Keimblattepidermis mit der von *Petroselinum*, so fällt sofort auf, daß bei *Lepidium* der Embryo sich auf einer wesentlich höheren Entwicklungsstufe befindet. In fast allen Fällen sind bereits regelmäßig über die Epidermis verteilte Spaltöffnungsmutterzellen vorhanden, was darauf schließen läßt, daß die normale Teilungsfähigkeit der Zellen des Grundgewebes schon erloschen ist.

Die Herkunft der Kugelzellen kann hier nicht zweifelhaft sein. Sie gehen hervor aus den Stomatamutterzellen, die in ihrer Weiterentwicklung zu den beiden Schließzellen durch den Einfluß des Alkaloids gehemmt werden. Daß diese Hemmung nur eine vorübergehende ist, wurde bereits erwähnt; denn bei einem Vergleich verschiedener Altersstadien von C-Keimlingen verschiebt sich mit zunehmendem Alter das Verhältnis von Kugelzellen zu normalen Spaltöffnungen stark zugunsten letzterer. Bei den Zwischenstadien sind demnach auf einem Kotyledo beide Formen nebeneinander vorhanden.

Die Verteilung auf die verschiedenen Kotyledonenbezirke und die allmähliche Umgestaltung des Kugelzellengewebes zu normalem veranschaulicht in einer schematischen Darstellung Abb. 9. Abweichungen von dieser „Norm" sind gerade bei dem starken Variieren der C-Keimlinge untereinander selbstverständlich. Die Grenzen zwischen den beiden Gewebetypen (Abb. 8 c und d) sind relativ scharf, doch kommen auch gelegentlich Übergangszonen vor. Aufschlußreich ist die örtliche Lage

des Kugelzellengewebes auf der Blattspreite. Die von ihm bevorzugteste Zone ist zweifellos die Blattbasis, also der bei einem interkalaren Wachstum des Keimblattes noch am stärksten streckungsfähige Bezirk. An der Kotyledonenspitze dagegen sind schon bei wenige Tage alten Sämlingen normale Stomata ausgebildet. Damit ist ein weiterer Beweis für die Beobachtung erbracht, daß die durch das Colchicin bedingte Hemmwirkung um so stärker ist, je früher der Prozeß der Zellstreckung beeinflußt wird. Wie schon aus Abb. 8 c und d hervorgeht, betrifft sie im übrigen nicht nur die Spaltöffnungsanlagen, sondern auch das umgebende Grundgewebe. Auch hier gilt wieder: je stärker die Colchicinwirkung, um so weniger vermag die Epidermis ihre endgültigen Zellformen auszubilden. Infolgedessen werden Kugelzellen und schwach

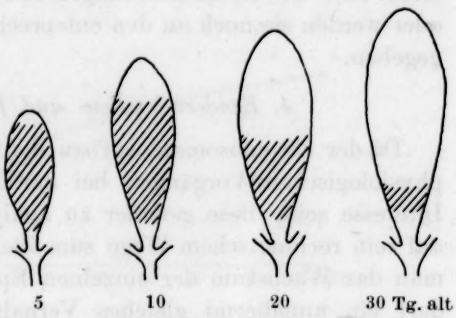


Abb. 9. Schematische Darstellung zur Lage des Kugelzellengewebes auf dem Keimblatt verschiedenaltriger *Lepidium*-C-Keimlinge. Nicht schraffiert: Epidermisgewebe mit normalen Spaltöffnungen; schraffiert: Epidermisgewebe mit Kugelzellen.

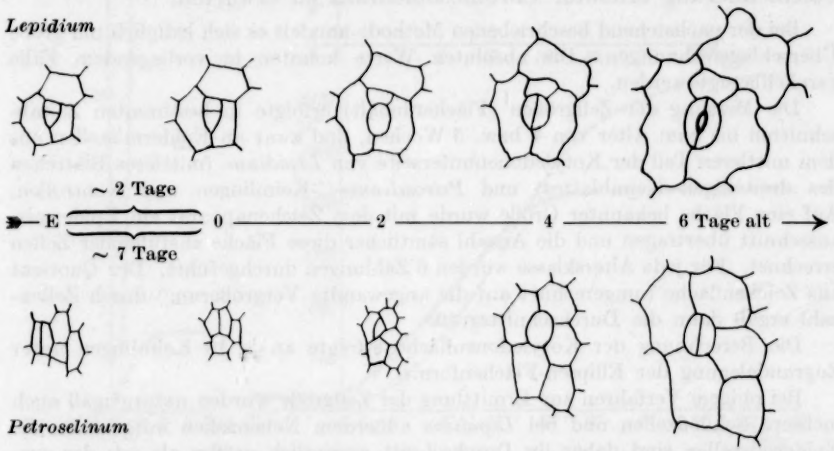


Abb. 10. Epidermiszellen- und Spaltöffnungsentwicklung bei *Lepidium*- und *Petroselinum*-Keimlingen vom Embryo (E) bis zum Alter von 6 Tagen. Halbschematisch.

gebuchtetes Grundgewebe einerseits sowie normale Spaltöffnungen und ineinander verzahnte Epidermiszellen andererseits stets gemeinsam vorkommen.

Zum besseren Verständnis des vorhergehenden wie des folgenden Abschnittes sei hier für *Lepidium* und *Petroselinum* eine halbschematische

Darstellung der Epidermis- und Spaltöffnungsentwicklung vom Embryo bis zu 6 Tage alten unbehandelten Keimlingen eingeschoben (Abb. 10). Soweit Erläuterungen dazu erforderlich, wurden sie bereits oder werden sie noch an den entsprechenden Stellen im laufenden Text gegeben.

4. Epidermiszellen- und Kotyledonenwachstum.

Da der chromosomale Aufbau der C-Keimlinge von den wachstumsphysiologischen Vorgängen bei der Keimung abhängt, muß es von Interesse sein, diese genauer zu analysieren. Eine Möglichkeit, dabei auf rein rechnerischem Wege zum Ziele zu gelangen, bietet sich, wenn man das Wachstum der einzelnen Epidermiszellen (für das Mesophyll darf ein annähernd gleiches Verhalten vorausgesetzt werden) vom Embryo bis zum fertigen Kotyledo in Beziehung setzt zur Größenzunahme des gesamten Keimblattes während desselben Entwicklungsabschnittes. Bei einem reinen Streckungswachstum müssen beide Werte sich annähernd decken, während sich vor allem zu Beginn der Keimung starke Differenzen ergeben werden, falls hier noch kurzfristig ein Teilungswachstum eingeschaltet ist. Außerdem sind aus den Verhältnissen bei den polyploiden C-Keimlingen bedeutungsvolle Hinweise auf die Beziehungen zwischen Streckungswachstum und künstlich durch Colchicinierung erhöhter Chromosomenzahl zu erwarten.

Bei der nachstehend beschriebenen Methode handelt es sich lediglich um grobe Überschlagsrechnungen. Die absoluten Werte konnten in vorliegendem Falle vernachlässigt werden.

Die Messung der Zellgrößen (Flächeninhalt) erfolgte in bestimmten Zeitabschnitten bis zum Alter von 4 bzw. 5 Wochen, und zwar an Epidermiszellen aus dem mittleren Teil der Kotyledonenunterseite von *Lepidium*- (mittleres Blättchen des dreiteiligen Keimblattes) und *Petroselinum*-C-Keimlingen und Kontrollen. Auf eine Fläche bekannter Größe wurde mit dem Zeichenapparat ein Epidermisausschnitt übertragen und die Anzahl sämtlicher diese Fläche ausfüllender Zellen errechnet. Für jede Altersklasse wurden 6 Zählungen durchgeführt. Der Quotient aus Zeichenfläche (umgerechnet auf die angewandte Vergrößerung) durch Zellenzahl ergab dann die Durchschnittsgröße.

Die Berechnung der Kotyledonenfläche erfolgte an je 10 Keimlingen unter Zugrundelegung der Ellipsen-Flächenformel.

Bei obigem Verfahren zur Ermittlung der Zellgröße wurden naturgemäß auch mehrere Schließzellen und bei *Lepidium* außerdem Nebenzellen mitgezählt; die Epidermiszellen sind daher im Durchschnitt wesentlich größer als aus der graphischen Darstellung zu entnehmen. Diese Schwierigkeit ließ sich deshalb nicht umgehen, weil bei *Lepidium* auch die Kotyledonenoberseite reichlich Spaltöffnungen trägt (bei 14 Tage alten Kontrollkeimlingen wurden je Quadratmillimeter an der Unterseite durchschnittlich 160, an der Oberseite 220 gezählt). In den Fällen, wo neben großzelligem Gewebe auch kleinzelliges vorlag (s. S. 346), wurde stets nur ersteres zur Messung herangezogen.

Wegen der großen Variationsbreite in der Kotyledonen- und Zellgröße bei den *Lepidium*-C-Keimlingen konnten die hierfür ermittelten Zahlenwerte nur bedingt als wirklicher Mittelwert der betreffenden Altersklasse angesehen werden, so daß

auf eine graphische Darstellung des Größenwachstums verzichtet wurde; lediglich die einzelnen Werte wurden der Vollständigkeit halber eingetragen.

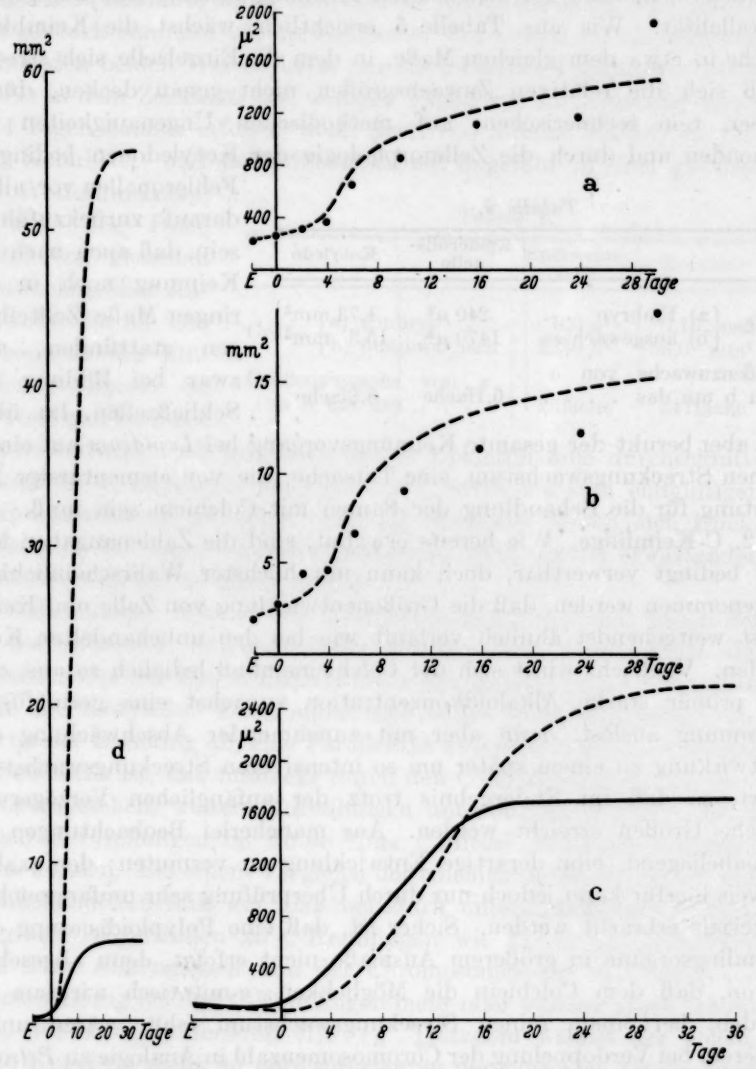


Abb. 11 a—d. Graphische Darstellung des Epidermiszellen- und Kotyledonenwachstums von *Lepidium*- und *Petroselinum*-C-Keimlingen und Kontrollen. *Lepidium*: a Epidermiszellenwachstum; b Kotyledonenwachstum. *Petroselinum:* c Epidermiszellenwachstum; d Kotyledonenwachstum (aus Platzersparnis kleinerer Maßstab). Ausgezogene Linie: C-Keiminge; gestrichelte Linie: Kontrollen.

Die Auswertung der Untersuchungsreihen führt bei *Lepidium* und *Petroselinum* zu ganz verschiedenen Ergebnissen (Abb. 11).

a) Lepidium. 1. Kontrollkeimlinge. Zwischen der Größenzunahme der Epidermiszelle und der des Kotyledo vom Embryo bis zum ausgewachsenen, etwa 4 Wochen alten Keimling besteht eine auffallende Parallelität. Wie aus Tabelle 5 ersichtlich, wächst die Keimblattfläche in etwa dem gleichen Maße, in dem die Einzelzelle sich streckt. Daß sich die relativen Zuwachsgrößen nicht genau decken, dürfte neben rein rechnerischen, auf methodischen Ungenauigkeiten beruhenden und durch die Zellmorphologie der Kotyledonen bedingten Fehlerquellen vor allem darauf zurückzuführen sein, daß auch nach der Keimung noch in geringen Maße Zellteilungen stattfinden, und zwar bei Bildung der Schließzellen. Im übrigen aber beruht der gesamte Keimungsvorgang bei *Lepidium* auf einem reinen Streckungswachstum, eine Tatsache, die von elementarster Bedeutung für die Behandlung der Samen mit Colchicin sein muß.

Tabelle 5.

	Epidermiszelle	Kotyledo
Größe a) Embryo . .	240 μ^2	1,73 mm^2
Größe b) ausgewachsen	1470 μ^2	15,3 mm^2
Größenzuwachs von a zu b um das	6,1fache	8,8fache

2. C-Keimlinge. Wie bereits erwähnt, sind die Zahlenangaben hier nur bedingt verwertbar, doch kann mit höchster Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die Größenentwicklung von Zelle und Keimblatt weitgehendst ähnlich verläuft wie bei den unbehandelten Kontrollen. Vielleicht wirkt sich der Colchicineinfluß lediglich so aus, daß die primär starke Alkaloidkonzentration zunächst eine geringfügige Hemmung auslöst, dann aber mit zunehmender Abschwächung der Giftwirkung zu einem später um so intensiveren Streckungswachstum führt, so daß im Endergebnis trotz der anfänglichen Verzögerung gleiche Größen erreicht werden. Aus mancherlei Beobachtungen ist es naheliegend, eine derartige Entwicklung zu vermuten; der exakte Beweis hierfür kann jedoch nur durch Überprüfung sehr umfangreichen Materials erbracht werden. Sicher ist, daß eine Polyploidisierung der Keimlingsorgane in größerem Ausmaße nicht erfolgt, denn abgesehen davon, daß dem Colchicin die Möglichkeit, c-mitotisch wirksam zu werden, bei einem reinen Streckungswachstum fehlt, wären unter anderem bei Verdoppelung der Chromosomenzahl in Analogie zu *Petroselinum* erhebliche Zellgrößenunterschiede zwischen C-Keimlingen und Kontrollen wenige Tage nach der Keimung zu erwarten. Das ist jedoch nicht der Fall.

b) Petroselinum. 1. Kontrollkeimlinge. Die bei *Lepidium* zu beobachtende Übereinstimmung von Zell- und Kotyledonenwachstum ist hier nicht vorhanden. Selbst bei 2—3 Tage alten Keimlingen ist die Epidermiszellengröße noch annähernd die gleiche wie beim Embryo,

während andererseits der Kotyledo auf ein vielfaches seiner embryonalen Größe herangewachsen ist. Aus der Gegenüberstellung der Zuwachsgrößen (Tabelle 6) ergibt sich, daß die Keimblattfläche um mehr als 13mal so stark zunimmt wie die Zellfläche. Der Grund für die Differenz zwischen den beiden Werten kann nur ein lebhaftes Teilungswachstum sein, das in dem Zeitraum von wenigen Tagen vor der Keimung bis zu etwa 4 Tagen danach erfolgen muß, denn von älteren Stadien ab verlaufen Keimblatt- und Zellgrößenzunahme ungefähr in dem gleichen Maße. Weiterhin lassen sich aus der Höhe der Differenz zwischen den Zuwachsgrößen Anhaltspunkte für die Teilungsfrequenz der Einzelzellen gewinnen. So ist im vorliegenden Falle damit zu rechnen, daß jede embryonale Epidermiszelle durchschnittlich noch 3—4 Teilungen eingehen wird, bevor sie zum endgültigen Streckungswachstum übergeht. Hieraus wiederum lassen sich Rückschlüsse auf die nach Colchicinbehandlung maximal zu erwartenden Chromosomenzahlen je Kern ziehen.

Tabelle 6.

		Epidermiszelle	Kotyledo
Größe	a) Embryo . .	100 μ^2	0,16 mm^2
	b) ausgewachsen	2580 μ^2	55,0 mm^2
Größenzuwachs von a zu b um das		26fache	341fache

2. C-Keimlinge. Wie bei den Kontrollen kann auch hier wegen der nach ausreichender Samenquellung einsetzenden Zellteilungen die Größenzunahme der Epidermiszelle nicht das gleiche Ausmaß erreichen wie die des Kotyledo. Doch ergibt sich schon verhältnismäßig früh, etwa von der Keimung ab, eine Parallelität zwischen beiden, die darauf zurückzuführen ist, daß nunmehr durch den Colchicineinfluß, von Ausnahmen abgesehen, weitere *Zell*teilungen unterbunden werden. Nicht hingegen *Kern*teilungen im Sinne einer C-Mitose, die auch weiterhin erfolgen können. Bei einem Vergleich der colchicinierten Keimlinge mit den unbehandelten fällt auf, daß bei stark unterschiedlichen Kotyledonengrößen (Kontrollen zu C-Keimlingen wie 11 : 1) die Zellgrößen infolge ihrer Abhängigkeit von der Chromosomenzahl, die durch die Colchicinwirkung bei den C-Keimlingen mehr oder weniger stark erhöht wurde, nur wenig differieren (1,5 : 1). Trotzdem wächst der colchicinierte Kotyledo nicht im entferntesten zu der normalen Größe eines ausgewachsenen Keimblattes heran, weil erstens die Anzahl der ihn zusammensetzenden Zellen infolge vorzeitiger Beendigung des Teilungswachstums eine weit geringere ist als im Normalfalle und zweitens die hemmende Wirkung der Colchicinbehandlung eine Ausdifferenzierung der polyploidisierten Zellen zu ihrer potentiellen Größe nicht zuläßt. Wie auch aus den polygonalen Formen hervorgeht, befinden sich selbst bei 4 Wochen alten C-Keimlingen die Epidermiszellen entwicklungs-

mäßig noch auf einem Stadium, das ungefähr dem von 4 Tage alten Kontrollpflänzchen gleichzusetzen ist.

5. Karyologie des Wurzelvegetationspunktes.

a) Verlauf der C-Mitosen im Wurzelvegetationspunkt von 10 min bis zu 18 Std nach Beginn der Colchicinbehandlung.

Die Keimwurzeln 1—2 Tage alter *Lepidium*- und *Petroselinum*-Keimlinge wurden in 0,1%ige Colchicinlösung getaucht und zu verschiedenen Zeiten danach (10 und 30 min, 1, 2, 4, 6, 9, 12 und 18 Std), zum Teil gemeinsam mit Kontrollen, fixiert. Die weitere Behandlung erfolgte nach dem einleitend angegebenen üblichen Verfahren.

Nähere Angaben über den Verlauf der C-Mitose (Stathmokinese) finden sich in zahlreichen Arbeiten, unter denen vor allem die von LEVAN (1938) gegebene umfangreiche Beschreibung erwähnenswert ist. Wenngleich auch grundlegende Unterschiede im c-mitotischen Ablauf zwischen den einzelnen Arten nicht bestehen, so scheint doch eine Unterteilung in zwei Haupttypen zweckmäßig, die im wesentlichen in der Form der C-Metaphase voneinander abweichen. Sie kann entweder so ausgebildet sein, wie es LEVAN in der oben zitierten Arbeit beschreibt, also mit getrennten, über den ganzen Kernraum zerstreuten C-Paaren („c-pairs" nach LEVAN), oder aber die Chromosomen verklumpen in der Zellmitte zu einem kugeligen Gebilde, das eine Erkennung seiner Einzelbestandteile nicht mehr zuläßt („ball- metaphase" nach BARBER und CALLAN [VAARAMA 1949]). Das ist unter anderem neben *Spinacia oleracea* und *Ribes nigrum* (VAARAMA 1947) auch der Fall bei den beiden vorliegend untersuchten Arten.

Soweit Beobachtungsschwierigkeiten bei den kleinchromosomigen Kernen von *Lepidium* es überhaupt gestatten, darf aus den Untersuchungen gefolgert werden, daß die C-Mitose gegenüber *Petroselinum* keine prinzipiellen Unterschiede aufweist. Die untersuchten Spezies haben folgende Chromosomenzahlen: *Lepidium* $2n = 16$ (JARETZKY 1929), *Petroselinum* $2n = 22$ (OGAWA 1929, SCHULZ-GAEBEL 1930, RUTLAND 1941).

Die Prophase verläuft in ihren wesentlichen Entwicklungsabschnitten völlig normal; jedoch schon gegen Ende hin macht sich die Colchicinwirkung in einer geringfügigen Verkürzung und Verdickung der Chromosomen, wie sie in starkem Ausmaße für spätere Stadien typisch ist, bemerkbar. Die Chromosomenformen entsprechen dann mehr oder weniger den normalerweise in der Metaphase üblichen. Eine erfreuliche Bestätigung dieser Beobachtung fand ich in der Arbeit von VAARAMA (1947), von der ich nachträglich erst erfuhr. Der Verfasser weist auf dieselbe Erscheinung bei *Ribes nigrum* hin und betont, daß entgegen den aus der bisherigen Literatur zu entnehmenden Angaben,

wonach die sichtbaren Anzeichen der Colchicinierung erst in der Metaphase auftreten, auch schon die späte Prophase beeinflußt ist. Ob das eine oder das andere eintritt, ist meines Erachtens eine Frage der karyokinetischen Empfindlichkeit gegenüber dem Colchicin oder, mit anderen Worten, hängt davon ab, nach welchem der eingangs erwähnten beiden Typen die C-Mitose verläuft. Verklumpte Metaphasen und fast bis zur Kugelform kontrahierte Chromosomen sprechen für eine relativ starke Wirkung der Droge und lassen erwarten, daß auch die Prophase schon sichtbar beeinflußt ist, während bei dem Typ, wie ihn LEVAN für *Allium* beschreibt, die Verkürzung der Chromosomen selbst in späteren Stadien nicht sonderlich auffällt.

Die Colchicinwirkungen auf das Atraktoplasma konnten bei dem vorliegenden Material nicht näher beobachtet werden, da die Spindelfasern auch bei normalen Mitosen ohne spezielle Färbung entweder gar nicht oder nur schwach angedeutet zu sehen sind. Das Stadium, in dem das Alkaloid erstmals seine volle Wirksamkeit entfaltet, ist die Metaphase. Die Chromosomen ordnen sich nicht wie üblich in der Äquatorialebene an, sondern ballen sich, man kann wohl sagen, zu einer Äquatorialkugel in der Zellmitte zusammen (Abb. 12c und k). Der Grad der Zusammenballung kann von Fall zu Fall verschieden sein, doch ist es meistens völlig unmöglich, in dieser verklumpten Chromatinmasse einzelne Chromosomen zu erkennen, wenn es auch hin und wieder vorkommt, daß freie Chromosomenenden bzw. größere Teile der kontrahierten C-Paare aus der Kugel herausragen. Die starke Kontraktion, die die Chromosomen mittlerweile erfahren haben, läßt sich erst dann erkennen, wenn das Metaphaseknäuel sich mit beginnender Anaphase aufzulösen beginnt und die jetzt deutlich als C-Paare in Erscheinung tretenden Chromosomen sich über den ganzen Kernraum zerstreuen (Abb. 12d und l). Die Verkürzung und Verdickung der Chromosomen bringt es mit sich, daß das Centromer, das bei normalen Metaphasechromosomen nicht auffällt, jetzt klar hervortritt. Das gilt allerdings nur solange, als die Chromosomen nicht maximal kontrahiert sind; denn wenn jedes C-Paar schon mehr oder weniger kugelförmig erscheint, sind die feineren Strukturen verwischt und weder das Centromer noch der Äquationsspalt deutlich.

Die Chromosomenkontraktion ist eine mehrfach beobachtete, in ihrem Ausmaß wechselnde Nebenerscheinung der Colchicinwirkung (O'MARA 1939, DE MOL und WESTENDORFF 1940, LÜSCHER 1946, VAARAMA 1947). Mit dem Okularmikrometer durchgeführte Messungen ergaben für *Petroselinum* eine Durchschnittslänge von 1,5—2 μ bei den am stärksten verkürzten C-Paaren gegenüber rund 4 μ bei normalen Metaphasechromosomen. Die Kontraktion beträgt also hier mehr als das doppelte der normalen Länge. Die einzelnen Paare liegen deutlich

getrennt nebeneinander und können einwandfrei gezählt werden. Das Studium der C-Mitosen mag in der Praxis daher nicht nur zur besseren Erkennung der Strukturen und für Messungen an Chromosomen von Bedeutung sein (O'MARA 1939), sondern auch dann, wenn es sich darum handelt, Zählungen an Metaphaseplatten mit besonders langen, ineinanderverschlungenen Chromosomen durchzuführen. Zu beachten ist hierbei, daß die Mikrotomschnitte nicht zu dünn angefertigt werden, da die zusammengehörigen C-Paare, die ja normalerweise nicht in einer Ebene liegen, andernfalls durch das Messer leicht auf zwei oder mehr Schnitte verteilt werden.

Die die C-Paare bildenden Chromatiden bleiben bei *Petroselinum* und anscheinend auch *Lepidium* während der gesamten Anaphase zusammen und trennen sich auch in der nun folgenden frühen C-Telophase noch nicht. So konnten häufig Stadien, wie sie Abb. 12 n wiedergibt, beobachtet werden, in denen die telophasische Neubildung des Nukleolus zwar schon abgeschlossen ist, die C-Paare aber immer noch ihre unverkennbaren Kreuzformen zeigen. Gleiches wurde von HAWKES (1942) auch für *Allium cepa* festgestellt. Die Verzögerung in der Umdifferenzierung der Chromosomen während der Telophase wirkt sich auch noch auf die Interphase aus, deren Kerne dann durch relativ scharf umgrenzte heterochromatische, chromozentrenähnliche Gebilde auffallen. Das gilt insbesondere für *Petroselinum*, denn bei *Lepidium* besitzen die Ruhekerne auch normalerweise schon Chromozentren.

Zu entscheiden, in welchem Teilungsstadium sich eine C-Mitose befindet, ist nach den sonst gebräuchlichen Gesichtspunkten nicht möglich, weil der normale Ablauf der verschiedenen Stadien in mancher Hinsicht gestört ist. Im obigen wurden zur Abgrenzung der einzelnen Phasen als Kriterium vor allem die Auflösung und Neubildung des Nukleolus herangezogen, die vom Colchicin unbeeinträchtigt zu sein scheinen. Damit ist der Beginn der Meta- sowie der Telophase einwandfrei zu kennzeichnen. Weniger klar ist es beim Übergang von der Meta- zur Anaphase; hier ist es bei dem vorliegenden Typ der C-Mitose günstig, die beginnende Auflösung der Metaphaseknäuel als frühe C-Anaphase anzusehen.

Eine mit diesen Schwierigkeiten im Zusammenhang stehende Frage ist die, ob es sich bei den Verklumpungen der Chromosomen in der Metaphase tatsächlich um noch zu weiterer Entwicklung fähige Teilungsstadien handelt oder vielleicht um Nekroformen oder sogar Fixierungsartefakte. Nimmt man das zweite an, also daß die Zellen mit Metaphaseverklumpungen bereits abgestorben sind, so müßte sich das bei den nach 24stündiger C-Behandlung mit 0,1%iger Lösung massenhaft auftretenden Chromosomenballungen schon rein äußerlich an der Wurzelspitze bemerkbar machen. Bei *Petroselinum* ist das unter den

gegebenen Bedingungen tatsächlich der Fall. Schon sehr früh färbt sich bei völliger Sistierung des Wachstums die Radiculaspitze bräunlich. Be *Lepidium* aber, das, wie später noch auszuführen sein wird, mehr zu Metaphaseverklumpungen neigt als Petroselinum, tritt dergleichen

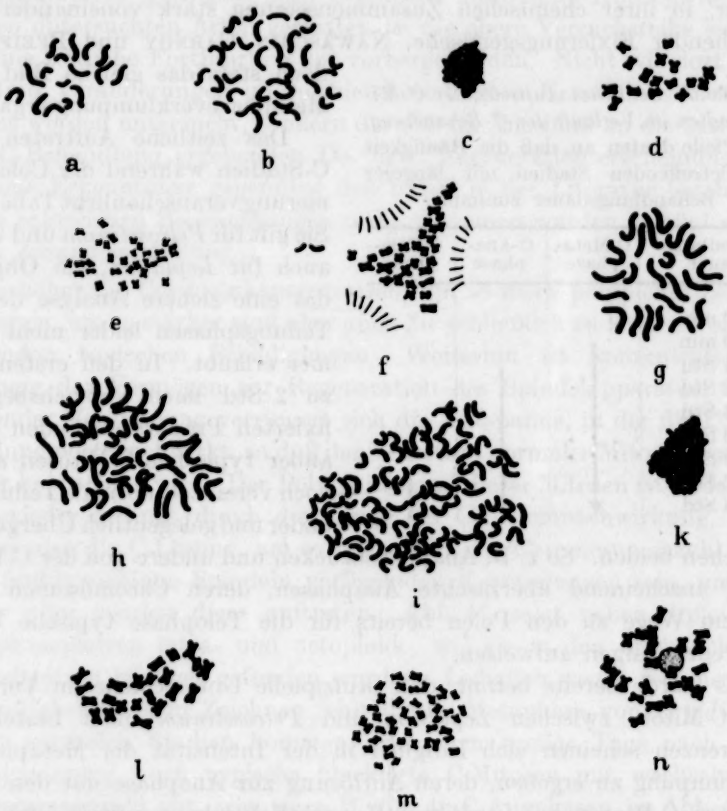


Abb. 12 a—n. Mitose- und C-Mitosestadien. a—f *Lepidium*; g—n *Petroselinum*; a und g diploide normale Metaphase; b und h tetraploide normale Metaphase; i octoploide normale Metaphase; c und k diploide verklumpte C-Metaphase; d und l diploide C-Anaphase; e und m tetraploide C-Anaphase; f tetraploide tripolare Metaphase; n diploide C-Telophase. — b und g aus dem Dermatogen, die übrigen aus dem Periblem der Wurzelspitze. Vergr. 1520.

nicht ein. Die Weiterentwicklung der Wurzel ist im Gegenteil nur wenig verzögert. Neben anderen Gründen, die gegen die Auffassung der fraglichen Gebilde als Nekroformen sprechen, ist es in diesem Falle demnach berechtigt, die Chromosomenaggregationen als für den Colchicineinfluß typische, in den regulären Cyclus der C-Mitose eingebaute Stadien anzusehen. Während Vaarama (1947) bei *Ribes nigrum* zur gleichen Ansicht kommt, zeigt Lüscher (1946) an tierischen Objekten, daß eine Weiterentwicklung einmal verklumpter Chromatinmassen nicht mehr

stattfindet. Derselbe Autor konnte ferner mittels des Phasenkontrastverfahrens Zusammenballungen der Chromosomen in vivo beobachten und damit die Annahme entkräften, daß es sich möglicherweise um Fixierungsartefakte handeln könne. Das ist auch nach den eigenen Ergebnissen sehr unwahrscheinlich, die bei Verwendung drei verschiedener, in ihrer chemischen Zusammensetzung stark voneinander abweichender Fixierungsgemische, NAWASCHIN, CARNOY und PFEIFFER, doch stets das gleiche Bild der Metaphaseverklumpung ergaben.

Tabelle 7. *Zeitliches Auftreten der C-Mitosestadien im Verlaufe der C-Behandlung.* Die Pfeile deuten an, daß die Häufigkeit der betreffenden Stadien mit längerer Behandlungsdauer zunimmt.

Behandlungsdauer	C-Metaphase	C-Anaphase	C-Telophase
10 min			
30 min			
1 Std	↓		
2 Std		↓	
4 Std			
6 Std			
9 Std			
12 Std			
18 Std			↓

Das zeitliche Auftreten der C-Stadien während der Colchicinierung veranschaulicht Tabelle 7. Sie gilt für *Petroselinum* und wohl auch für *Lepidium*, ein Objekt, das eine sichere Analyse der C-Teilungsphasen leider nicht immer erlaubt. In den ersten bis zu 2 Std nach Versuchsbeginn fixierten Präparaten finden sich außer typischen C-Mitosen auch noch vereinzelt normale Teilungsbilder und gelegentlich Übergänge zwischen beiden. So z. B. Anaphasebrücken und andere von der C-Wirkung anscheinend überraschte Anaphasen, deren Chromosomen auf halbem Wege zu den Polen bereits für die Telophase typische Umdifferenzierungen aufweisen.

Es wurde bereits betont, daß prinzipielle Unterschiede im Verlauf der C-Mitose zwischen *Lepidium* und *Petroselinum* nicht bestehen. Differenzen scheinen sich lediglich in der Intensität der Metaphaseverklumpung zu ergeben, deren Auflösung zur Anaphase mit den zerstreuten C-Paaren bei *Lepidium* offensichtlich sehr verzögert ist. Wie aus den Schnitten der am längsten colchicinbehandelten Serie hervorgeht, ist nicht nur die absolute Anzahl der Verklumpungen bei *Lepidium* höher als bei *Petroselinum*, sondern auch das Verhältnis gegenüber den C-Anaphasen stark zugunsten der C-Metaphasen verschoben. Daraus wäre zu folgern, daß die Zusammenballung der Chromosomen bei *Lepidium* wesentlich länger anhält als bei *Petroselinum*, und zwar auf Kosten einer nur kurzen C-Anaphase.

b) Karyologie des Wurzelvegetationspunktes bis zu 14 Tagen nach Beendigung der Colchicinbehandlung bei Anwendung verschieden konzentrierter C-Lösungen.

Die Wurzelspitzen von *Lepidium*- und *Petroselinum*-Keimlingen, als Samen in fünf gleichzeitigen Versuchsreihen mit verschieden konzentrierten C-Lösungen

(10^{-0}, 10^{-1}, 10^{-2}, 10^{-3} und 10^{-4}%) nach der üblichen Methode colchiciniert, wurden jeweils 1, 2, 4, 6, 12 und 24 Tage nach Behandlungsende fixiert. Daneben lief ein Parallelversuch mit Kontrollkeimlingen.

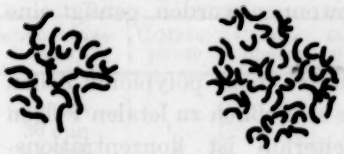
Abgesehen von den Rückschlüssen, die die Verwendung verschieden starker Colchicinlösungen auf den Mitoseablauf und die Lage des Schwellenwertes (geringste noch C-Mitosen auslösende Konzentration) bei den untersuchten Arten gestattet, ist die obere Versuchsreihe lediglich eine zeitliche Fortführung der vorhergehenden. Nicht wie dort die primären Veränderungen im colchicinbeeinflußten Kernteilungsmechanismus werden untersucht, sondern die sich im Anschluß an die 24stündige C-Behandlung ergebenden De- bzw. Regenerationserscheinungen. Da neue Erkenntnisse gegenüber den bisher in der Literatur beschriebenen zahlreichen Beobachtungen nicht gewonnen wurden, genügt eine kurze Zusammenstellung.

Je höher die Colchicinkonzentration, um so mehr polyploide Zellen entstehen, um so stärker sind aber auch die schließlich zu letalen Folgen führenden toxischen Schädigungen. Weiterhin ist konzentrationsabhängig das Vermögen zur Regeneration des Spindelapparates. Mit steigender Verdünnung verringert sich die Zeitspanne, in der die C-Behandlung noch nachwirkt, so daß das Einsetzen normaler Mitosen immer früher beobachtet wird. Der Polyploidiegrad dieser Mitosen ist andererseits wieder bedingt durch die Länge der Colchicinnachwirkung. Je stärker also die C-Lösung, um so höher wird die Chromosomenzahl der über funktionsfähige Spindeln verfügenden Kernteilungen sein, um so später aber werden diese auftreten. Abb. 12 zeigt neben diploiden Metaphaseplatten tetra- und octoploide, wie sie in den untersuchten Wurzelspitzen häufiger gefunden wurden. Lediglich wegen technischer Schwierigkeiten beim Zeichnen fehlt die 8n-Metaphase von *Lepidium*. Außer normalen Stadien kommen, vor allem wenige Tage nach der Colchicinierung, auch typische blockierte C-Mitosen mit wechselnder Chromosomenzahl vor, wie sie z. B. für 4n-C-Anaphasen in Abb. 12 e und m wiedergegeben sind. Wenn man von dem Grad der Chromosomenkontraktion absieht, die im übrigen noch längere Zeit nach Wiederherstellung der achromatischen Figur die stattgefundene Colchicinbehandlung anzeigt, scheinen qualitative Unterschiede hinsichtlich der Kernteilung innerhalb der einzelnen Konzentrationsstufen, sofern sie überhaupt C-Mitosen auslösend wirken, nicht vorhanden zu sein; eine Beobachtung, die für eine katalysatorähnliche Wirkung des Alkaloids auf den Teilungsmechanismus spricht.

Überraschend ist das nach einiger Zeit auch bei Behandlung mit den *stärksten* Colchicinlösungen regelmäßige Auftreten diploider und vereinzelt tetraploider in *normalen* Teilungsstadien befindlicher Zellen an der Spitze des Wurzelvegetationspunktes, während weiter oberhalb

noch typische C-Mitosen festzustellen sind. Ob diese zunächst durch lebhafte Teilungen sich auszeichnenden Zellen tatsächlich die weitere Entwicklung der Wurzel zu übernehmen vermögen, ist konzentrationsbedingt. Ansätze dazu aber werden unter allen Umständen gemacht, auch wenn sie makroskopisch nicht sichtbar werden, weil die toxische Wirkung des Colchicins schon bald zu einer nunmehr endgültigen Stockung jeglichen Wachstums führt.

Die sekundär auftretenden Zellteilungsabnormitäten und Degenerationserscheinungen sind des öfteren studiert worden. Neben der Beschreibung von Endstadien absterbender Zellen handelt es sich zumeist um Besonderheiten, wie sie auch bei den eigenen Objekten vorgefunden wurden: Erhöhung der Nukleolenzahl in den polyploidisierten Zellen (bei *Petroselinum* bis zu 10 gegenüber normalerweise 1), Riesenkerne mit zum Teil morulaähnlicher Unterteilung und multipolare Spindeln (Abb. 12f).



a b

Abb. 13 a u. b. a Diploide; b tetraploide Metaphase aus der Wurzelspitze von *Anethum graveolens*. Vergr. 1520.

Der Schwellenwert der Colchicinkonzentration liegt für *Petroselinum* zwischen 10^{-2} und 10^{-3}%, während *Lepidium* sich nicht nur im Hinblick auf die Morphologie der C-Keimlinge als wesentlich resistenter dem Alkaloid gegenüber erweist, sondern parallel damit erwartungsgemäß auch in seinem Kernteilungsmechanismus weniger empfindlich ist: Schwellenwert 10^{-1} bis 10^{-2}%. Sonstige bisher nicht erwähnte Unterschiede im Verhalten beider Arten wurden bei vorliegender Versuchsanordnung nicht festgestellt.

Ältere C-Keimlinge, bei denen sich der Sproßvegetationspunkt weiterzuentwickeln vermochte, regenerieren im allgemeinen diploide Wurzeln; Pflanzen mit rein tetraploiden, die schon äußerlich durch ihre Dicke und bei weitem nicht so üppige Entwicklung von den diploiden zu unterscheiden sind, kommen nur selten vor. Eine Metaphaseplatte aus einer derartigen Wurzelspitze in Gegenüberstellung mit der normalen 22chromosomigen (MELDERIS 1930, TAMAMSCHIAN 1933, WHITAKER 1941) zeigt Abb. 13, und zwar von *Anethum*. Häufiger sind mixoploide Wurzeln, an denen neben tetraploiden ausnahmsweise auch octoploide Zellen beteiligt sind. Die in der Minderzahl vorhandenen liegen vielfach regellos zerstreut zwischen dem Grundtyp, doch finden sich gelegentlich auch chromosomale Sektorialchimären.

6. Karyologie der Kotyledonen und des Hypokotyls.

A. Kotyledonen. Von *Lepidium*- und *Petroselinum*-C-Keimlingen und Kontrollen wurden die Kotyledonen verschiedener Altersstadien (2, 4, 6, 10, 16 und 24 Tage alt) fixiert, nach der üblichen Paraffinmethode mit dem Mikrotom geschnitten und nach FEULGEN gefärbt.

Im Gegensatz zu den bisherigen, nur meristematische Zonen betreffenden karyologischen Studien ist der Zweck vorliegender Untersuchungen im wesentlichen der, die sich aus der Colchicinierung ergebenden chromosomalen Veränderungen in den Dauergeweben der Kotyledonen zu erfassen. Bei *Petroselinum* kann, abgesehen von wenigen Fällen, in denen Teilungsstadien ein Zählen der Chromosomen gestatten, nur indirekt aus der Kerngröße auf die Valenzstufe der Zellen geschlossen werden. Bei *Lepidium* dagegen erlauben die in den Ruhekernen stets vorhandenen, scharf umgrenzten Chromozentren mit großer Sicherheit Rückschlüsse auf die Wertigkeit. Ihre Anzahl schwankt zwar auch in den Kernen der Kontrollpflanzen nicht unerheblich, deckt sich aber stets ungefähr mit der der diploid vorhandenen Chromosomen ($2n = 16$). So werden häufig auch 16 Chromozentren beobachtet, meistens jedoch mehr, bis zu 20. Kerne mit weniger, als der diploiden Chromosomenzahl entspricht, sind sehr selten und wohl darauf zurückzuführen, daß einzelne Chromozentren sich zufällig in der Blickrichtung überdecken oder auch sehr eng zusammenlagern, so daß sie beim Zählen als ein einheitliches Ganzes erfaßt werden.

Abb. 14 a—e. *Lepidium*. Ruhekerne aus den Kotyledonen. Diploide Kerne aus dem Mesophyll von a Kontrollen, b C-Keimlingen; c hochpolyploider Morulakern aus der Epidermis eines C-Keimlings; d verschiedenwertige Kerne aus dem Leitgewebe von C-Keimlingen. e diploide Kerne aus Myrosinzellen von Kontrollen. Bei c und d Einzeichnung der Chromozentren nach eigenem Ermessen der nach Schätzung ihrer Zahl zu vermutenden Valenzstufe des Kernes entsprechend, bei a, b und e mit dem Zeichenapparat. Vergr. 760.

a) Lepidium. Die folgenden Erkenntnisse gelten in vollem Umfange auch für den geringen Prozentsatz derjenigen *Lepidium*-C-Keimlinge, aus denen sich später polyploide Primärblätter entwickeln.

Wie bereits aus den Ergebnissen der morphologisch-anatomischen Untersuchungen abzuleiten war, handelt es sich bei den Kotyledonen der C-Keimlinge um überwiegend diploide Organe. Das Mesophyll und, von seltenen Ausnahmen abgesehen, auch die Epidermis sind wie bei den Kontrollen rein diploid (Abb. 14 a und b), wenn auch die Kerngrößen nur innerhalb einheitlicher Gewebe annähernd übereinstimmen, sonst jedoch erhebliche Differenzen aufweisen können. Als Beispiel hierfür seien die Myrosinzellen angeführt, relativ großlumige Gebilde mit

entsprechend riesigen Kernen und auch Chromozentren (Abb. 14 e), wobei aber zu berücksichtigen ist, daß die Größe der Chromozentren sich in diesem Falle nicht allein parallel zu der des Kernes entwickeln wird, sondern außerdem noch durch den drüsigen Charakter der Zelle besonders gefördert werden dürfte (TISCHLER 1934). Eine ähnlich starke Chromatizität zeichnet übrigens auch die Kerne aus dem Drüsenepithel der Ölgänge von *Petroselinum* aus.

Besondere Beachtung erfordern die Spaltöffnungen bzw. deren Vorläufer bei den C-Keimlingen, die Kugelzellen, denn a priori muß damit gerechnet werden, daß das Colchicin während der ja hier noch nach der Keimung mit Zellteilungen verbundenen Entwicklung seine polyploisierende Wirksamkeit zu entfalten vermag. Die karyologische Untersuchung jedoch ergibt eindeutig sowohl für die Schließzellen wie auch fast ausnahmslos für die kugeligen Spaltöffnungsmutterzellen nur die dipoide Chromosomenzahl. Wie schon kurz erwähnt (S. 333), findet diese zunächst erstaunliche Tatsache ihre Begründung darin, daß C-Behandlung und abschließende Teilung der Spaltöffnungsmutterzellen in die beiden Schließzellen — und nur diese kann noch vom Colchicin beeinflußt werden, während alle vorhergehenden, mit der Stomatabildung im Zusammenhang stehenden Teilungen bereits embryonal erfolgten — zeitlich sehr verschieden liegen. So werden die Schließzellen, wie aus Abb. 10 hervorgeht, erst im Alter von 3 Tagen angelegt, also mehrere Tage nach der Colchicinbehandlung. Dann aber ist die Wirkung des Alkaloids schon so abgeschwächt, daß C-Mitosen nicht mehr ausgelöst werden. Andererseits jedoch wird durch die toxische Wirkung die noch ausstehende Kern- und Zellteilung der jungen Spaltöffnungsmutterzelle, die sich wachstumsphysiologisch auf einem frühen Stadium befindet und infolgedessen auf das Colchicin stark anspricht, um mehrere Tage hinausgezögert. Bei gleichzeitig ungestörter Bildung der Plastiden entstehen so die mit Chloroplasten vollgepfropften diploiden Kugelzellen.

Wenn auch fraglos der eben geschilderte Entwicklungsablauf für die überwiegende Masse aller Kugelzellen zutrifft, wäre es doch erstaunlich, wenn nicht gelegentlich Ausnahmen von dieser Regel angetroffen würden; Ausnahmen, die entweder dadurch zustande kommen könnten, daß vereinzelt Spaltöffnungsmutterzellen unerwartet früh in das nunmehr auch vom Colchicin erfaßbare Teilungsstadium eintreten oder dadurch, daß die Teilung der Initiale in Spaltöffnungsmutter- und Nebenzelle bzw. die Bildung der Initiale selbst nicht wie im Normalfalle schon im Embryo erfolgt ist, sondern erst während der Keimung einsetzt. Beide Möglichkeiten finden sich anscheinend verwirklicht. Im ersten Falle ist mit tetraploiden Kugelzellen zu rechnen, wie sie mit hoher Wahrscheinlichkeit auch auf Grund ihrer Kerngröße und Chromozentrenzahl

sehr selten beobachtet wurden, und im zweiten mit entsprechend höher polyploiden Zellen. Auch diese finden sich, jedoch nur bei sehr wenigen Keimlingen und selbst dann durchaus als Seltenheit in der sonst diploiden Umgebung. Außer einigen tetra- und octoploiden Zellen wurde auch der in Abb. 14 c wiedergegebene voraussichtlich insgesamt 16 Chromosomensätze enthaltende Morulakern beobachtet.

Eine Sonderstellung unter den Geweben des Keimblattes nimmt das Leitgewebe ein. Im Gegensatz zum Mesophyll und der Epidermis ist hier der Keimungsvorgang noch bis zum Alter von mehreren Tagen regelmäßig mit Zellteilungen verbunden, so daß bei älteren colchicinierten Sämlingen stets neben diploiden auch polyploide Gefäßbündelelemente, gelegentlich bis 16n, gefunden werden (Abb. 14 d). Einwandfrei deutbare C-Metaphaseverklumpungen und auch vereinzelt fast normale Teilungsstadien im Leitgewebe junger C-Keimlinge stehen im Einklang mit diesen Ergebnissen.

b) Petroselinum. Lebhafte Zellteilungen in allen Geweben des Embryo während der Keimung führen bei gleichzeitiger Colchicineinwirkung zu hochgradig polyploiden Organen der erwachsenen C-Keimlinge. Die Kerngrößen in den Kotyledonen schwanken außerordentlich stark. Neben wenigen diploiden Zellen dürften die Gewebe vorwiegend aus tetra- und octoploiden zusammengesetzt sein, doch sind auch noch höherwertigere, mindestens bis 32n, nicht selten. Die gleichen Valenzstufen, abgesehen von den höchsten Wertigkeiten, finden sich auch bei den Kugelzellen. Abb. 15 vermittelt einen Eindruck von der Vielfalt der Kerngrößen und -formen in Gegenüberstellung zu den bei den Kontrollpflanzen üblichen. Unter *q* ist die für *Petroselinum* charakteristische innere Kernstruktur angedeutet, die eine klare Trennung in bestimmte, den Chromozentren ähnliche heterochromatische Bezirke vermissen läßt und dem Typ der netzartigen Ruhekerne (noyaux réticulés) zuzuordnen sein dürfte, wie ihn DOUTRELIGNE (1933) auch für andere Umbelliferen beschrieben hat.

Je älter der C-Keimling, um so abnormer sind Umfang und Form der Kerne. Schon im Alter von 2 Tagen scheinen octoploide vorhanden zu sein, und nach einigen Wochen werden dann Kerne beobachtet, die infolge multipolarer, mehr oder weniger unvollkommener Mitosen eine Aufgliederung ihres Inhaltes in mehrere kleine, häufig ungleich große Teilkerne erkennen lassen; sog. Mikronuklei bzw. Karyomeren und Morulakerne mit wechselndem Grade der Durchschnürung zwischen den sie zusammensetzenden Teilkernen sind die Folge (Abb. 15 h—m). Die Anzahl der Nukleolen ist vielfach erhöht. Bei den wenigen anscheinend diploiden Zellen fällt auf, daß sie dank ihrer gegenüber den polyploiden Nachbarn höheren Zellteilungsrate meistens nicht einzeln, sondern in Gruppen zu mehreren vorkommen.

Teilungsstadien wurden in den Kotyledonen sowohl der Kontrollpflanzen wie der C-Keimlinge mehrfach beobachtet, und zwar bei ersteren bis zu einem Alter von etwa 4 Tagen. Nur im Leitgewebe und in Verbindung mit der Spaltöffnungsentwicklung erfolgen hier auch später noch Zellteilungen. Bei den colchicinierten Keimlingen dagegen treten Mitosen bis mindestens $2^1/_2$ Wochen nach der C-Behandlung noch in allen Geweben auf, wobei sich der Höhepunkt der Teilungsintensität im Gegensatz zu den Kontrollen, bei denen er während der Keimung und kurz danach liegt, infolge Blockierung der Metaphasen scheinbar auf etwa 4 Tage alte Stadien verlagert.

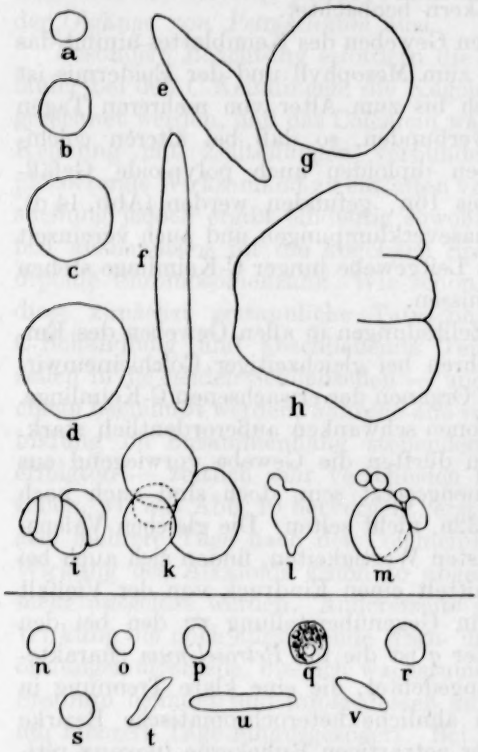


Abb. 15 a—v. *Petroselinum*. Ruhekerne aus den Kotyledonen. a—m C-Keimlinge, n—v Kontrollen. Der unter c gezeichnete Kern stammt aus einer Kugelzelle; in den unter q dargestellten Kern wurde das für Ruhestadien typische Chromatingerüst eingezeichnet. Vergr. 760.

Daß auch in älteren C-Keimlingen die Teilungsfähigkeit noch nicht erloschen ist, beweist neben anderen Beobachtungen wiederum, daß durch die wachstumshemmende Wirkung des Colchicins die Keimlingsentwicklung auf einem sehr frühen Stadium, in dem regulär noch Zellteilungen stattfinden sollten, völlig unterbunden wird. Selbst 4 Wochen alte Sämlinge gelangen über dieses Stadium des Teilungswachstums nicht hinaus, wenn auch die Zellstreckung sich mehr als normalerweise üblich mit den Zellteilungen überschneidet. Der Grund dafür, daß Mitosen nur bis zum Alter von etwa 16 Tagen, später aber nicht mehr mit Sicherheit nachweisbar sind, ist lediglich der, daß durch die toxische Wirkung des Colchicins die Vitalität der Zellen dann schon zu weit herabgesetzt ist. Sie sind trotz des prinzipiell vorhandenen Vermögens, Zellteilungen durchzuführen, nicht mehr in der Lage, die dafür erforderlichen Prozesse einzuleiten.

Nachzutragen wäre noch eine aus den vorliegenden Versuchsreihen sich ergebende weitere Bestätigung der wachstumsphysiologischen Vorgänge bei unbehandelten und colchicinierten *Lepidium*- und *Petro-*

Tabelle 8. *Abhängigkeit der Intensität der Kernfärbung nach* FEULGEN *vom Alter bzw. entwicklungsphysiologischen Zustand der Keimlinge.*

Alter der Keimlinge in Tagen	*Lepidium*		*Petroselinum*	
	Kontrollen	C-Keimlinge	Kontrollen	C-Keimlinge
2	+	+	++	++
4	+	+	++	++
6	+	+	+	++
10	+	+	+	++
16	+	+	+	++
24	+	+	+	++

++ = stark gefärbt; + = schwach gefärbt.

selinum-Keimlingen. Sie ergibt sich aus der Intensität der Kernfärbung nach FEULGEN, die je nach dem Alter der Keimlinge verschieden kräftig ausfällt (Tabelle 8). Die Entscheidung, ob eine starke oder schwache Färbung vorliegt, wurde nicht durch einen Vergleich der Einzelkerne untereinander getroffen, sondern auf Grund des Gesamteindruckes, den die Kotyledonenflächenschnitte der fraglichen Keimlinge hinsichtlich ihrer Färbung bei schwacher Vergrößerung hinterließen. Dabei stellte es sich heraus, daß die Intensität der Kernfärbung nicht etwa kontinuierliche Übergänge innerhalb der Keimlinge aufwies, sondern sich bei den im Versuch zugrunde gelegten Altersintervallen nur sprunghafte und einwandfrei erkennbare Änderungen ergaben.

Der Grad der Kernfärbung bei den einzelnen Altersstadien entspricht den Erwartungen. Nur dann werden kräftige, rotviolette Farben beobachtet oder, mit anderen Worten, ist die Menge der Chromatinsubstanzen im Kern verhältnismäßig groß, wenn sich der Sämling noch im Teilungswachstum befindet. Für *Lepidium*, dessen Keimung im wesentlichen auf einer reinen Zellstreckung beruht, kommt das grundsätzlich nicht in Betracht. Daß sich die Kerne des Leitgewebes und der Kugelzellen häufig abweichend verhalten, braucht nicht besonders betont zu werden. Anders aber liegen die Verhältnisse bei *Petroselinum*; hier treten bei den Kontrollpflänzchen, wie weiter oben bereits gezeigt werden konnte, noch regelmäßig bis zum Alter von etwa 4 Tagen Zellteilungen auf, und bei den C-Keimlingen erlischt die Teilungsfähigkeit überhaupt nicht. Die Feulgen-Färbung erweist sich somit in diesem Falle als ein brauchbares Reagens zur Feststellung des wachstumsphysiologischen Zustandes.

B. Hypokotyl. Da von vornherein anzunehmen ist, daß die einzelnen Embryonalorgane sich mit Abschluß der Samenreife auf gleicher Entwicklungshöhe befinden, können auch für die Hypokotyle der C-Keimlinge die gleichen Valenzstufen vorausgesetzt werden wie für die Keimblätter.

An Hand von Carminessigsäurepräparaten konnte der karyologische Nachweis hierfür erbracht werden. Bei den Hypokotylen von *Petroselinum*-C-Keimlingen ergibt sich das typische Bild hochpolyploider Gewebe, wie es für die Kotyledonen bereits geschildert wurde, und bei *Lepidium* ist ebenfalls eine völlige Übereinstimmung in dem chromosomalen Gefüge der beiden Organe zu verzeichnen. Wiederum abgesehen vom Leitgewebe bestehen Rinde und Epidermis hier trotz ausgeprägter Sukkulenz und im Einzelfalle nicht unerheblicher Kerngrößenunterschiede nur aus diploiden Zellen.

Zu erwähnen wäre noch, daß im Hypokotyl von *Lepidium* gelegentlich, ohne daß irgendwelche Beziehungen zur Kern- bzw. Zellgröße und -form oder zum Alter der betreffenden Keimlinge festzustellen wären, Kerne auftreten, die sich durch eine ungefähr um das doppelte erhöhte Anzahl von dann allerdings relativ kleinen Chromozentren auszeichnen. Die Entstehungsursachen dieser Erscheinung bleiben fraglich. Vielleicht spielen endomitotische Vorgänge ähnlich denen, wie sie LEVAN (1939 a) nach Heteroauxinbehandlung in der Wurzelrinde von *Allium cepa* nachwies, eine Rolle. Um in C-Mitosen entstandene polyploide Zellen handelt es sich jedoch sicherlich nicht, denn sie wurden in seltenen Fällen auch im Hypokotyl von Kontrollkeimlingen beobachtet.

7. *Begründung des unterschiedlichen Erfolges der Colchicin-Samenbehandlung.*

Das Hauptproblem dieser Arbeit gipfelt in der Frage: Welche Faktoren können dafür verantwortlich gemacht werden, daß bei *Lepidium* die Samenbehandlung mit Colchicin positive Ergebnisse zeitigt, also polyploide Pflanzen auf diese Weise erzeugt werden können, bei *Petroselinum* dagegen nicht? Die den Verlauf der C-Mitosen betreffenden nur geringfügigen Differenzen zwischen beiden Arten scheiden von vornherein aus, ebenso die im Gefolge der Colchicinbehandlung auftretenden Abnormitäten zytologischer Natur. Sie bieten bei *Lepidium* das gleiche Bild wie bei *Petroselinum*. Grundlegende Unterschiede aber ergeben sich aus dem chromosomalen Aufbau der C-Keimlinge. Abb. 16 veranschaulicht die Verhältnisse noch einmal in einer schematischen Darstellung (für *Petroselinum* wurde der besseren Vergleichsmöglichkeit wegen in diesem Falle ein Keimling mit regenerierter Wurzel gewählt).

Wenn man berücksichtigt, welche Auswirkungen chromosomal so heterogen zusammengesetzte Gewebe, wie sie der hochgradig polyploide *Petroselinum*-C-Keimling aufweist, zumindest in Verbindung mit der nur kurze Zeit zurückliegenden Colchicinbehandlung auf jegliche Art von Lebensprozessen haben müssen, leuchtet es ein, daß davon auch die Weiterentwicklung des Sproßvegetationspunktes beeinträchtigt werden

wird. Während bei *Lepidium* in den diploiden Kotyledonen und dem Hypokotyl lediglich durch toxische Einflüsse, nicht aber in chromosomaler Hinsicht veränderte Keimlingsorgane vorliegen, die als verhältnismäßig gesunde, „solide" Grundlage die Voraussetzung für die Bildung gegebenenfalls auch polyploider Primärblätter schaffen, ist bei *Petroselinum* der auf früher Entwicklungsstufe steckengebliebene Keimling, chromosomal bis ins Pathologische abgewandelt, nicht mehr zu derartigen Leistungen befähigt. Wenn auch nicht behauptet werden soll, daß den zwischen den beiden Spezies in der Valenzstufe ihrer C-Keimlinge bestehenden Unterschieden die Hauptbedeutung für die Lebensfähigkeit der Individuen zukommt, toxische, lediglich das Cytoplasma verändernde Einflüsse hingegen vernachlässigt werden können — inwieweit eine Trennung dieser beiden sich fraglos überlagernden Komplexe überhaupt gestattet ist, steht dahin —, so liegt doch der Schlüssel zum Verständnis des konträren Verhaltens von *Lepidium* und *Petroselinum* nach der Samenbehandlung in der chromosomalen Zusammensetzung der Keimlinge, vornehmlich der Kotyledonen, und damit letzten Endes in den wachstumsphysiologischen Vorgängen während der Keimung.

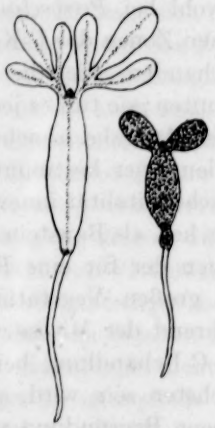


Abb. 16. Schematische Darstellung des chromosomalen Aufbaues der C-Keimlinge von *Lepidium* (links) und *Petroselinum* (rechts). Nicht punktiert: diploid; punktiert: polyploid.

V. Besprechung der Ergebnisse.

Auf das in Einzelheiten zwar vielfach übereinstimmende, hinsichtlich des praktischen Erfolges jedoch oft untereinander abweichende Verhalten der verschiedenen Pflanzenfamilien nach der Colchicinbehandlung ist des öfteren hingewiesen worden. Levan (1939 b) versucht als erster, die hierfür maßgebenden Gründe aufzuklären, und vergleicht zwei Gattungen miteinander, die auf eine Colchicinierung der Sproßspitze durchaus unterschiedlich reagieren; auf der einen Seite *Petunia*, von der sich auf diese Weise zahlreiche Polyploide erzeugen lassen, und auf der anderen *Beta*, bei der immer wieder diploide Gewebe durchbrechen und die polyploiden überflügeln. Neben unbekannten Faktoren dürften nach Levan die Größe des Vegetationspunktes, die Rhythmik im Ablauf der Mitosen sowie die in der Zellteilungsrate zum Ausdruck kommende ungleich starke Vitalität diploider und polyploider Zellen eine Rolle spielen. Zu annähernd denselben Folgerungen gelangt Werner (1940) auf Grund seiner Untersuchungen an Erbsen- und Leinkeimlingen.

Von beiden Autoren werden Pflanzen miteinander verglichen, die durch Sproßspitzen-, nicht Samenbehandlung colchiciniert wurden. Es besteht zwar kein Anlaß, an der Richtigkeit ihrer theoretischen Vorstellungen für den Sonderfall der Sproßspitzenbehandlung zu zweifeln[1], doch ist sicher, daß sie auf die unterschiedliche Reaktion der in der vorliegenden Arbeit untersuchten Gattungen nach der Samenbehandlung mit Colchicin nicht anwendbar sind. Hier kann weder die Anatomie des Vegetationspunktes noch die Zellteilungsrate von Bedeutung sein, denn sowohl bei *Petroselinum* wie auch *Lepidium* sind in den meristematischen Zonen der C-Keimlinge mehr oder weniger häufig diploide Zellen vorhanden, die die weitere Entwicklung der Pflanze übernehmen könnten; sie tun es jedoch nur, soweit hier nicht polyploide Zellen ihnen diese Aufgabe abnehmen, bei *Lepidium*; ein Zeichen dafür, daß den Zellen einer bestimmten Valenzstufe nicht unter allen Umständen die gleiche Vitalität innewohnt, sondern sie immer nur vom Gesamtorganismus her, als Baustein des Ganzen, zu werten sind. Wenn LEVAN (1939 b) wegen der für eine Polyploidisierung relativ ungünstigen Verhältnisse bei großen Vegetationspunkten, wo immer nur ein Teil der Zellen während der Mitose vom Colchicin erfaßt werden kann, schließt, daß die C-Behandlung bei Samen mit sehr kleinen Embryonen am erfolgreichsten sein wird, so ist das zwar im Hinblick auf die von ihm gegebene Begründung verständlich, doch ist auf der anderen Seite dann das Gesamtindividuum so stark geschwächt, daß der Erfolg sehr in Frage gestellt ist oder wie bei *Petroselinum* ganz ausbleibt. Die häufig schlechten Ergebnisse bei der Samenbehandlung beruhen somit im Grunde nicht, wie mehrfach angegeben (WERNER 1939, GYÖRFFY 1940), auf einer zu stark geschädigten und daher unentwickelten Keimlingswurzel — denn auch *Petroselinum*-Keimlinge mit diploiden Wurzelregeneraten (Konzentration 10^{-2}%, s. S. 343f.) vermögen sich im allgemeinen nicht aus dem Sproßvegetationspunkt heraus weiterzuentwickeln —, sondern auf der mangelnden Lebensfähigkeit der oberirdischen Organe.

Es sei hier noch einmal die Frage aufgeworfen, inwieweit diese verminderte Vitalität auf eine karyoplasmatische, in C-Mitosen zur Vervielfachung der Chromosomenzahl führende oder eine zytoplasmatische, also lediglich das Zytoplasma betreffende toxische Colchicinwirkung zurückzuführen ist. Daß erstere, abgesehen von den Vegetationspunkten, nur bei den *Petroselinum*-, nicht aber den *Lepidium*-C-Keimlingen gegeben ist, wurde bereits hervorgehoben. Eine Beeinflussung des Zytoplasmas aber erfolgt in beiden Fällen, und es ist wohl anzu-

[1] Möglicherweise ist jedoch das Differieren im Verhalten zwischen Lein und Erbse unter den von WERNER gegebenen Versuchsbedingungen auf die gleichen Ursachen wie das zwischen *Lepidium* und *Petroselinum* zurückzuführen.

nehmen, daß sie bei *Lepidium* infolge des weniger labilen wachstumsphysiologischen Zustandes der Einzelzellen zur Zeit der Colchicinbehandlung schwächer sein wird als bei *Petroselinum*. Die für beide Arten annähernd gleiche Differenz zwischen den osmotischen Werten von Kontroll- und C-Keimlingen kann in dieser Beziehung leicht zu Fehlschlüssen führen, da sie nicht an den bei *Lepidium* schon makroskopisch nur wenig veränderten Kotyledonen, den wesentlichsten Organen eines Sämlings, ermittelt wurde, sondern an den Hypokotylen, die bei beiden Spezies ausgesprochen sukkulent sind. Es fragt sich nun, ob neben den sicherlich ungleich starken Giftwirkungen auf das Zytoplasma, die allein schon ausreichen würden, das verschiedene Reagieren von *Lepidium* und *Petroselinum* zu erklären, zusätzlich auch noch die im Zuge der Polyploidisierung auftretenden chromosomalen Veränderungen als wesentlicher, wenn nicht sogar entscheidender Faktor für die mangelnde Lebensfähigkeit colchicinierter Organe verantwortlich gemacht werden können. Selbst unter Berücksichtigung dessen, daß in der Natur die polyploiden Formen den diploiden häufig an Vitalität und Anpassungsfähigkeit überlegen sind, also gerade Gegenteiliges beobachtet wird, dürfte diese Frage in vorliegendem Falle zu bejahen sein. Denn erstens handelt es sich bei den polyploiden C-Keimlingen nicht um chromosomal gleichwertige, sondern stets hochgradig mixoploide Gewebe, deren Chimärencharakter, wie auch Werner (1939) betont, infolge physiologischer Differenzen zu Schwierigkeiten beim Zusammenwirken der Einzelzellen führen wird, und zweitens darf angenommen werden, daß ein Großteil der Zellen im Verlaufe der C-Mitosen mutativ abgeändert wird und dabei in überwiegendem Maße ungünstige Genkombinationen entstehen werden. Bemerkenswert sind in diesem Zusammenhang die Untersuchungen Vaaramas (1947 und 1949), der bei colchicinierten *Ribes nigrum*-Büschen strukturelle Chromosomenveränderungen beobachtete, die seiner Ansicht nach durch die Verklumpung der Chromosomen während der C-Metaphase entstanden sein dürften.

Im Einklang mit den theoretischen Vorstellungen, daß der chromosomale Aufbau der Kotyledonen über den Erfolg der Samenbehandlung entscheidet, arteigene unbekannte Plasmaverschiedenheiten aber vernachlässigt werden können, steht die Tatsache, daß die Sproßspitzenbehandlung mit Colchicin wesentlich leichter als die Samenbehandlung, selbst in den Fällen, wo diese versagt, zum Erfolg führt. So macht es z. B. keinerlei Schwierigkeiten, auch bei den Umbelliferen durch Colchicinieren der Sproßspitze polyploide Pflanzen zu erzeugen (Schwanitz 1938, Straub 1941). In diesem Falle ist die nach der eigenen Anschauung zu fordernde diploide „solide" Grundlage als Voraussetzung für die Weiterentwicklung des polyploiden Vegetationspunktes eben stets in den unbehandelten Pflanzenteilen gegeben.

Die Praxis interessiert vor allem die Frage, ob sich die im Falle von *Lepidium* und *Petroselinum* gegebene Begründung für den unterschiedlichen Erfolg der Samenbehandlung mit Colchicin auch auf andere Arten wird anwenden lassen. Bei den Solanaceen, wo die Samenbehandlung durchweg zu guten Ergebnissen führt (BLAKESLEE und AVERY 1937, KOSTOFF 1938, NEBEL und RUTTLE 1938, LEVAN 1939b, SMITH 1939), scheinen die gleichen Verhältnisse wie bei *Lepidium* vorzuliegen. Die Leguminosen dagegen, von denen auf Grund ihrer Embryogröße ein ähnliches Verhalten zu erwarten wäre, reagieren auf die Samenbehandlung zum großen Teil negativ (MÜNTZING und RUNQUIST 1939, WEICHSEL 1940, WERNER 1940). Hierbei spielt voraussichtlich der bei hypogäischen Kotyledonen abweichende Keimungsmodus mancher Arten eine wesentliche Rolle. Denn in diesem Falle sind wie bei *Petroselinum* alle oberirdischen, assimilierenden Organe des C-Keimlings polyploid.

Eine endgültige Antwort auf obige Frage zu geben, ist vorerst nicht möglich. Dazu müßten zahlreiche weitere Arten bei entsprechender Versuchsanordnung überprüft werden, denn die Literaturangaben reichen meistens nicht aus, um eindeutig Stellung nehmen zu können. Es wird jedoch angenommen, daß die chromosomalen und zytoplasmatischen Gegebenheiten, wie sie bei *Lepidium* und *Petroselinum* als maßgebend für die Weiterentwicklung der C-Keimlinge erkannt wurden, auch bei anderen Gattungen von grundlegender Bedeutung für den Erfolg der Samenbehandlung sind, wenn auch zweifellos in manchen Fällen noch unbekannte Faktoren mitbestimmend sein werden.

Ausschlaggebend für die Entscheidung, ob bei der zu polyploidisierenden Art eine Samenbehandlung mit Colchicin angewandt werden soll oder nicht, wird im allgemeinen die Beurteilung der Embryogröße im Samen oder besser der Wachstumsphysiologie des Keimlings sein. Kleine Embryonen mit relativ starker Größenzunahme während der Keimung lassen die Colchicinierung der Samen von vornherein aussichtslos erscheinen, während große, gut entwickelte Embryonen bei nicht allzu üppigem Wachstum der Organe eher für positive Ergebnisse sprechen. Es sei jedoch nochmals betont, daß diese Gesichtspunkte nicht immer die allein maßgebenden sein werden, sondern außerdem noch andere innere oder auch mehr oder weniger übersehbare Faktoren wie beispielsweise die hypogäische Keimung von Wichtigkeit sein können.

Im folgenden wird die Bedeutung des Colchicins als Wuchsstoff erörtert. Wenn es auch nicht der Zweck dieser Arbeit ist, hierauf in breitester Form einzugehen — das ist allein schon deshalb nicht möglich, weil aus zeitbedingten Gründen die einschlägige Originalliteratur nicht in allen Fällen zur Verfügung stand —, so gestatten doch manche Versuchsergebnisse einen tieferen Einblick in das Wesen der Colchicinwirkung und fordern zu einer kurzen Stellungnahme heraus.

Der Gedanke, die Wirkung des Colchicins mit der von Wuchsstoffen zu vergleichen, liegt nahe, wenn man berücksichtigt, daß das Alkaloid in zahlreichen Fällen[1] die gleichen Reaktionen pflanzlicher Gewebe auslöst wie beispielsweise die β-Indolylessigsäure. Der beiden Stoffen gemeinsame Angriffspunkt hinsichtlich ihres wachstumsfördernden bzw. -hemmenden Einflusses ist die Streckungszone. Die Mutmaßung, daß sich die Wirkung des Colchicins wie des Wuchsstoffes letzten Endes auf den gleichen Nenner bringen lasse, verstärkte sich um so mehr, als Levan (1942) nachweisen konnte, daß die Hypertrophie colchicinierter Wurzelspitzen nicht eine Folge der Polyploidisierung ist, sondern unabhängig von den C-Mitosen auch das Cytoplasma bzw. die Zellmembran direkt vom Colchicin beeinflußt wird; als Beweis wäre unter anderem auch die Sukkulenz der *Lepidium*-C-Keimlinge anzuführen. Die Meinung Mairolds (1943), „diese Einsicht hätte im übrigen schon früher per analogiam aus der Bildung von Kugelkoleoptilen" (Boas und Gistl 1939, Greis 1940) „abgeleitet werden können", darf nicht unwidersprochen bleiben. Denn zu Beginn der Keimung macht auch die Koleoptile noch kurzfristig ein Teilungswachstum durch, so daß das Auftreten von Kugelformen in diesem Falle nicht als Beweis für die Unabhängigkeit der Organverdickungen vom Polyploidisierungseffekt herangezogen werden kann.

In den theoretischen Erwägungen über die Ähnlichkeit des Colchicins mit Phytohormonen wird die wuchsstoffgleiche Wirkung des Alkaloids grundsätzlich nicht bestritten, vielmehr handelt es sich darum, wie diese zustande kommt; ob indirekt über das Freiwerden stets vorhandener pflanzeneigener Hormone, ähnlich wie es für die β-Indolylessigsäure bezüglich der Auxinaktivierung wahrscheinlich gemacht werden konnte, oder ob dem Colchicin eine direkte eigene wachstumsfördernde Wirkung zuzuschreiben ist.

Insbesondere zur Auffassung des Alkaloids als Wuchsstoffaktivator lassen sich zahlreiche Gegenargumente anführen. Das gewichtigste von ihnen ist wohl die Feststellung, daß das Colchicin im *Avena*-Test auch in schwachen, sonst wachstumsfördernden Konzentrationen keinerlei negative Krümmungen auszulösen vermag. Nicht weniger schwer wiegt die Tatsache, daß das Längenwachstum der Wurzeln in dem gleichen Ausmaße wie das der Hypokotyle gefördert wird; bei einer Auxinaktivierung wäre aber für die Wurzeln eher eine hemmende Wirkung zu erwarten. Wenn auch beide Punkte zunächst sicherlich genau so gegen eine direkte Gleichsetzung des Colchicins mit einem Wuchsstoff sprechen, wozu auch Havas (1938) eine ablehnende Haltung auf Grund negativ verlaufener Erbsen-Testversuche mit Colchicin einnimmt, so

[1] Ausführliche Zusammenstellungen finden sich bei Havas (1938) und Mairold (1943).

ergeben sich jedoch hieraus keine grundsätzlichen Schwierigkeiten. Sie lassen sich zwanglos umgehen, wenn man die Wirkung des Alkaloids dahingehend deutet, daß sie zwar im Endergebnis mit der des Auxins übereinstimmt, wenn auch der Weg dorthin ein anderer sein dürfte, daß sie aber im Gegensatz zu dieser nicht während der gesamten Phase der Zellstreckung sich zu entfalten vermag, sondern nur im Anfangsstadium. Die von MAIROLD (1943) angeführten colchicinsensiblen Entwicklungsabschnitte der Zelle: a) die Mitosebereitschaft, b) die Mitose selbst und c) die anschließende Zellstreckung bedürfen damit im letzten Punkt der eben erwähnten Einschränkung.

Die obigen Vorstellungen sind nicht etwa rein hypothetischer Natur, sondern werden mehrfach durch die Versuchsergebnisse bestätigt. Es erweist sich immer wieder, daß das Colchicin um so stärker zu wirken vermag, je früher es in den Prozeß des Streckungswachstums eingreift. Hat dieses jedoch schon einen gewissen Grad erreicht, bleibt der Effekt völlig aus. So ist beispielsweise die empfindlichste Zone des interkalar wachsenden Keimblattes die Blattbasis; hier ist die Sukkulenz am ausgeprägtesten und treten bei *Lepidium* noch am längsten Kugelzellen und ungebuchtete Epidermisgrundgewebezellen auf. Für die gleiche Spezies gilt, daß das sich im Vergleich zu den Kotyledonen stärker streckende Hypokotyl auch relativ mehr verdickt erscheint als diese. Des weiteren wären die auf S. 329f. bereits ausführlich besprochenen Beobachtungen an *Petroselinum*-Hypokotylen anzuführen, die je nach dem wachstumsphysiologischen Zustand des Organs zur Zeit der Colchicinbehandlung unterschiedliche Formen aufweisen. Nach diesen Ausblicken wird es klar, warum das Colchicin im *Avena*-Test versagen muß.

Daß auch die geringen Konzentrationen, genau so wie die hohen, die Zellstreckung beeinflussen, ergibt sich schon aus der wachstumsstimulierenden Wirkung stark verdünnter C-Lösungen auf die *Lepidium*-Hypokotyle, deren Längenwachstum nachweislich auf einer reinen Zellstreckung beruht. Ob darüber hinaus auch noch das Teilungswachstum gefördert wird, ist schwer zu entscheiden. Selbst für den Bereich der starken, c-mitotisch wirksamen Lösungen sind die Meinungen hierin noch geteilt (LÜSCHER 1946).

Wenn im vorhergehenden angenommen wurde, daß das Colchicin im Prinzip genau so wirkt wie das Auxin, also die Dehnungseigenschaften der Membran verändert werden, so wird auch das in gewissem Grade durch experimentelle Befunde bestätigt. Wie schon erwähnt, war es GORTER (1945) möglich, polarisationsmikroskopisch eine veränderte Lage der Mizelle in den Membranen colchicinierter Wurzelhaare nachzuweisen. Er nimmt an, daß primär durch das Alkaloid die Elastizität herabgesetzt, die Plastizität dagegen erhöht und dadurch sekundär die Mizellierung beeinflußt wird.

Bislang wurde lediglich die Frage erörtert, in welcher Phase der Zellentwicklung das Colchicin wirksam wird und inwieweit sich auf Grund gleicher Reaktionen pflanzlicher Organe Parallelen zu Wuchsstoffen ziehen lassen. Alle mehr ins einzelne gehenden Bemühungen, Licht in das Dunkel der zytoplasmatischen C-Wirkung zu bringen, müssen auf hypothetische Erwägungen beschränkt bleiben. Es ist ohnehin müßig, bei dem heutigen Stande der Auxinforschung, die trotz jahrelanger, intensiver Arbeit in manchen Punkten noch unklar oder umstritten ist, nun bis in Einzelheiten gehende Theorien über die Wirkungsweise des den Wuchsstoffen vergleichbaren, aber in physiologischer Hinsicht noch relativ wenig untersuchten Colchicins aufzustellen.

Festzustehen scheint nur, daß ihm zumindest in seinem außermitotischen Einflußbereich keine streng spezifische Wirkung zukommt, sondern daß es wie auch andere chemisch keineswegs immer verwandte organische Verbindungen, die die gleichen Effekte hervorzurufen vermögen, nur den Anstoß zum Ablauf einer im Prinzip stets ähnlichen Reaktionskette gibt.

VI. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

In vorliegender Arbeit wird versucht, neben grundlegenden Fragen der Colchicinwirkung vor allem die Gründe für den artspezifisch oft unterschiedlichen Erfolg der Samenbehandlung zu klären. Die Untersuchungen wurden an Keimlingen zweier verschieden reagierender Arten vorgenommen: *Lepidium sativum* und *Petroselinum crispum* (zum Teil auch *Anethum graveolens*).

1. Die für C-Keimlinge (aus colchicinierten Samen hervorgegangene Keimlinge) typischen Organverdickungen entstehen durch Einwirkung des Colchicins auf Gewebe, die sich im *Anfangsstadium* des Streckungswachstums befinden.

2. Die Ausbildung der Spaltöffnungen wird durch den entwicklungshemmenden Einfluß des Colchicins weitgehend verhindert. Auch ohne gleichzeitige Polyploidisierung bilden sich stattdessen kugelige, Chloroplasten führende Spaltöffnungsmutterzellen. Trotzdem ist die Transpiration, bezogen auf die Fläche, gegenüber den Kontrollen erheblich gesteigert.

3. Der osmotische Wert in den Zellen der Hypokotylepidermis ist sowohl bei polyploiden wie auch diploiden C-Keimlingen um 3,5—4 Atm. geringer als bei den Kontrollen.

4. Ausgehend von Untersuchungen über den wachstumsfördernden Einfluß schwacher, c-mitotisch unwirksamer Colchicinlösungen auf Hypokotyle und Wurzeln wurde das Alkaloid in *Avena*- und *Helianthus*-Testversuchen auf seine Wuchsstoffeigenschaften geprüft. Die Ergebnisse

waren negativ; in den als stimulierend erkannten Konzentrationsstufen wurden keinerlei Wachstumskrümmungen hervorgerufen. In einer kurzen Stellungnahme zu den bisherigen Anschauungen wird eine neue theoretische Deutung der den pflanzlichen Wuchsstoffen vergleichbaren Wirkung des Colchicins gegeben.

5. Bei *Lepidium* entwickeln sich die aus der Samenbehandlung hervorgehenden lebensfähigen C-Keimlinge zum Teil zu polyploiden Pflanzen, bei *Petroselinum* führt die gleiche Behandlung zu vollkommen negativen Ergebnissen. Eine als Ausnahme zu wertende, aus colchiciniertem Samen hervorgegangene polyploide *Anethum*-Pflanze wird beschrieben.

6. Weder bezüglich der C-Mitosen noch der sekundär auftretenden Kern- und Teilungsanomalien sind prinzipielle Unterschiede zwischen *Lepidium* und *Petroselinum* vorhanden. Bei beiden Arten verläuft die C-Mitose nach dem Typ der „ball-metaphase".

7. Aus zellmorphologischen Studien verschiedener Altersstadien und vergleichenden Messungen des Kotyledonen- und Epidermiszellenwachstums geht hervor, daß die Keimung bei *Lepidium*, abgesehen vom Leitgewebe, lediglich auf einem Streckungswachstum beruht, bei *Petroselinum* dagegen bis zum Alter von etwa 4 Tagen noch in allen Organen Zellteilungen erfolgen. Dementsprechend erweist sich bei *Lepidium* der gesamte C-Keimling mit Ausnahme der Vegetationspunkte und des zum Teil polyploiden Leitgewebes als diploid, bei *Petroselinum* als hochgradig polyploid-mixoploid.

Die Intensität der Kernfärbung nach FEULGEN läßt auf den wachstumsphysiologischen Zustand der Gewebe schließen.

8. Zur Begründung der negativen Ergebnisse der Samenbehandlung bei *Petroselinum* wird angenommen, daß neben einer relativ starken toxischen Wirkung des Colchicins die hochpolyploiden, chromosomal heterogen zusammengesetzten Keimlingsorgane in ihren physiologischen Leistungen zu sehr geschwächt sind, um noch eine Weiterentwicklung der Plumula zu ermöglichen.

Damit wäre es ausschlaggebend für den Erfolg der Samenbehandlung, ob während der Keimung noch ein Teilungswachstum stattfindet oder nicht.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. TISCHLER, sei auch an dieser Stelle mein ergebenster Dank ausgesprochen für die Überlassung des Themas und die in jeder Hinsicht großzügige Unterstützung und Förderung. Ebenso danke ich den Herren Professoren Dr. WULFF, Dr. RUGE und Dr. HOFFMANN, die mir jederzeit beratend zur Seite standen; ferner auch meiner lieben Frau für vielerlei Hilfe bei allen vorkommenden Arbeiten.

Literatur.

Becker, G.: Experimentelle Analyse der Genom- und Plasmonwirkung bei Moosen. III. Osmotische Werte heteroploider Pflanzen. Z. Abstammgslehre **60**, 17 (1931). — Blakeslee, A. F., and A. G. Avery: Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine. J. Hered. **28**, 393 (1937). — Boas, G., u. R. Gistl: Über einige Colchicinwirkungen. Protoplasma (Berl.) **33**, 301 (1939). — Doutreligne, J.: Chromosomes et nucléoles dans les noyaux du type euchromocentrique. Cellule **42**, 29 (1933). — Ehrensberger, R.: Osmotische Werte und Permeabilität der Zellen polyploider Reihen bei Blütenpflanzen. Z. Naturforschg **3b**, 120 (1948). — Eigsti, O. J.: Colchicine bibliography. Lloydia (Cincinnati) **10** (2), 65 (1947). Ref. Biol. Abstr. **22**, Nr 5420 (1948). — Gorter, Ch. J.: De invlood van colchicine op den groei van den celwand van wortelharen. Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Sect. Sci. **48**, 326 (1945). Ref. Biol. Abstr. **22**, Nr 7461 (1948). — Greis, H.: Vergleichende physiologische Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Gersten. Züchter **12**, 62 (1940). — Györffy, B.: Die Colchicinmethode zur Erzeugung polyploider Pflanzen. Züchter **12**, 139 (1940). — Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. Planta (Berl.) **32**, 15 (1941). — Havas, L. J.: Is colchicine a „phytohormone"? Growth **2**, 257 (1938). Ref. Ber. Biol. **50**, 666 (1939). — Hawkes, J. G.: Some effects of the drug colchicine on cell division. J. Genet. **44**, 11 (1942). Ref. Ber. Biol. **62**, 500 (1943). — Hesse, R.: Vergleichende Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Petunien. Z. Abstammgslehre **75**, 1 (1938). — Jaretzky, R.: Die Chromosomenzahlen in der Gattung *Matthiola*. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 82 (1929). — Jost, L., u. E. Reiss: Zur Physiologie der Wuchsstoffe. II. Einfluß des Heteroauxins auf Längen- und Dickenwachstum. Z. Bot. **30**, 335 (1936/37). — Kostoff, D.: Polyploid plants produced by colchicine and acenaphthene. Current Sci. **7**, 108 (1938). Ref. Ber. Biol. **49**, 488 (1939). — Laibach, F., u. R. Lotz: Methodisches zur Wuchsstoffuntersuchung. Biochem. Z. **288**, 250 (1936). — Levan, A.: The effect of colchicine on root mitosis in *Allium*. Hereditas (Lund) **24**, 471 (1938). — Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances. Hereditas (Lund) **25**, 87 (1939a). — Tetraploidy and octoploidy induced by colchicine in diploid *Petunia*. Hereditas (Lund) **25**, 109 (1939b). — The macroscopic colchicine effect — a hormonic action? Hereditas (Lund) **28**, 244 (1942). — Lüscher, M.: Die Wirkung des Colchicins auf die an der Regeneration beteiligten Gewebe im Schwanz der *Xenopus*-Larve. Rev. suisse Zool. **53**, Nr 31 (1946). — Mairold, F.: Studien an colchicinierten Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **37**, 445 (1943). — Melderis, A.: Chromosome numbers in *Umbelliferae*. Acta Horti bot. Univ. latv. **1930**, Nr 1/3, 1. — de Mol, W. E., u. W. A. G. X. Westendorff: Morphologische und zytologische Abweichungen bei *Bellevallia* usw. durch Colchicin, sowie der theoretische und praktische Wert der Colchicin-Behandlung im Vergleich zu dem Werte anderer Mittel. Cellule **48**, 259 (1940). — Müntzing, A., and E. Runquist: Note on some colchicine-induced polyploids. Hereditas (Lund) **25**, 491 (1939). — Nebel, B. R., and M. L. Ruttle: Cytological observations on colchicine. J. Hered. **29**, 3 (1938). — Ogawa, K. Y.: Chromosome arrangement. V. Pollenmothercells in *Torilis Anthriscus Bernh.* and *Peucedanum japonicum Thunb.* Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ. B. **4**, 309 (1929). — O'Mara, J. G.: Observations on the immediate effects of colchicine. J. Hered. **30**, 35 (1939). — Pätau, A.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen (eine neue *t*-Tafel). Biol. Zbl. **63**, 152 (1943). — Ruge, U.: Übungen zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Pflanze. Berlin 1947. — Rutland, J. P.: The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of british plants. Suppl. No 1. New Phytologist **40**, 210 (1941). — Saïd, H.: Plant reactions to colchicine treatment.

Proc. Egyptian Acad. Sci **1**, 49 (1945). Ref. Biol. Abstr. **22**, Nr 5402 (1948). — Schlösser, L. A.: Frosthärte und Polyploidie. Züchter 8, 75 (1936). — Schratz, E.: Über Korrelationen zwischen Zellgröße und Chloroplastenmasse bei Moosen. Jb. Bot. **66**, 748 (1927). — Schulz-Gaebel, H. H.: Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Studien an der Umbelliferen-Unterfamilie der Apioideen. Beitr. Biol. Pflanz. **18**, 345 (1930). — Schwanitz, F.: Die Herstellung polyploider Rassen bei *Beta*-Rüben und Gemüsearten durch Behandlung mit Colchicin. Züchter **10**, 278 (1938). — Skoog, F.: A deseeded *Avena* test method for small amounts of auxin and auxin precursors. J. gen. Physiol. **20**, 311 (1937). — Smith, H. H.: The induction of polyploidy in *Nicotiana* species and species hybrids. J. Hered. **30**, 291 (1938). — Straub, J.: Wege zur Polyploidie. Berlin 1941. — Tamamschian, S.: Materials for the karyosystematics of the cultivated and wild growing species of the family *Umbelliferae*. Bull. Appl. Bot. Leningrad II. s. **1933**, No 2, 137. — Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie. 1. Hälfte: Der „Ruhekern". In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. 2. Berlin 1934. — Tonzig, S. e A. Ott-Candela: L'azione della colchicina sullo sliluppo degli apparati stomatici. Nuovo Giorn. bot. ital., N. s. **53**, 535 (1946). — Vaarama, A.: Morphological and cytological studies on colchicine-induced tetraploid *Ribes nigrum*. Acta agr. fenn. **67**, 55 (1947). — Spindle abnormalities and variation in chromosome number in *Ribes nigrum*. Hereditas (Lund) **35**, 136 (1949). — Wada, B.: Lebensbeobachtungen über die Einwirkung des Colchicins auf die Mitose, insbesondere über die Frage der Spindelfigur. Cytologia (Tokyo) **11**, 93 (1940). — Weber, F.: Spaltöffnungs-Anomalien colchicinierter *Tradescantia*-Blätter. Protoplasma (Berl.) **37**, 556 (1943). — Weichsel, G.: Polyploidie, veranlaßt durch chemische Mittel. Insbesondere Colchicinwirkung bei Leguminosen. Züchter **12**, 25 (1940). — Went, F. W.: Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. néerl. **25**, 1 (1928). — Werner, G.: Untersuchungen über die Möglichkeit der Erzeugung polyploider Kulturpflanzen durch Colchicinbehandlung. Züchter **11**, 57 (1939). — Cytologische Untersuchungen über die Wirkung des Colchicins bei zwei verschieden reagierenden Pflanzen: Lein und Erbse. Biol. Zbl. **60**, 86 (1940). — Weyland, H., R. Weyland, K. W. Cremer, J. Reinert u. H. U. Köcke: Die Beeinflussung der Pflanze durch chemische Substanzen. Biol. Zbl. **68**, 140 (1949). — Whitaker, T. W.: The occurrence of a spontaneous triploid celery. Proc. Amer. Soc. horticult. Sci. **39**, 346 (1941). — Winkler, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. 8, 417 (1916).

Dr. Gerd Reese, Kiel, Botanisches Institut der Universität.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. **Die Abbildungsvorlagen sind getrennt vom Text und die Unterschriften auf besonderem Blatt einzuliefern.** Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und sprachlich gut geschrieben sein. Überflüssige Fremdwörter sind zu vermeiden. Verfassernamen sind mit großen Buchstaben zu schreiben oder gerade zu unterstreichen, lateinische Pflanzen- und Tiernamen sind gewellt zu unterstreichen. *Literaturhinweise* sind nicht durch Anmerkungen unter dem Text, sondern in diesem mit dem Namen des Verfassers, der Nummer der Arbeit im Literaturverzeichnis oder der Jahreszahl des Erscheinens und der Seitenzahl anzuführen (also z. B. MUELLER 1931, S. 608). Am Schluß der Arbeit sind die angeführten Veröffentlichungen in einem Literaturverzeichnis alphabetisch nach Verfassernamen geordnet, zusammenzustellen, wobei Zeitschriftenaufsätze mit Titel, Angabe von Band, Jahreszahl und Seite, Bücher mit Titel, Verlagsort und Jahreszahl anzuführen sind. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Ergebnisse gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden[1].

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle *und* Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Verfasser in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

---

[1] Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

Fortschritte der Botanik

Begründet von **F. von Wettstein**

Unter Zusammenarbeit mit mehreren Fachgenossen

Herausgegeben von

Professor Dr. **Ernst Gäumann** Zürich — Professor Dr. **Otto Renner** München

Zwölfter Band

Bericht über die Jahre 1942—1948.

Mit 64 Abbildungen. IV, 447 Seiten. 1949. DMark 49.60

Inhaltsverzeichnis:

A. Morphologie

1. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Zelle. Von Professor Dr. Lothar Geitler, Wien.
2. Morphologie einschließlich Anatomie. Von Professor Dr. Wilhelm Troll, Mainz, und Professor Dr. Hans Weber, Mainz. (Mit 19 Abbildungen.)
3. Entwicklungsgeschichte und Fortpflanzung. Von Professor Dr. Otto Jaag Zürich. (Mit 6 Abbildungen.)
4. Sublichtmikroskopische Morphologie. Von Professor Dr. A. Frey-Wyssling, Zürich.

B. Systemlehre und Pflanzengeographie

5. Systematik*. Von Professor Dr. Johannes Mattfeld, Berlin-Dahlem.
6. Paläobotanik*. Von Professor Dr. Max Hirmer, München.
7. Systematische und genetische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. Franz Firbas, Göttingen.
8. Ökologische Pflanzengeographie. Von Professor Dr. Heinrich Walter, Stuttgart-Hohenheim. (Mit 2 Abbildungen.)
9. Ökologie*. Von Professor Dr. Theodor Schmucker, Göttingen.

C. Physiologie des Stoffwechsels

10. Physikalisch-chemische Grundlagen der biologischen Vorgänge. Von Professor Dr. Erwin Bünning, Tübingen. (Mit 7 Abbildungen.)
11. Zellphysiologie und Protoplasmatik*. Von Professor Dr. Siegfried Strugger, Münster i.W.
12. Wasserumsatz und Stoffbewegungen. Von Professor Dr. Bruno Huber, München. (Mit 6 Abbildungen.)
13. Mineralstoffwechsel. Von Professor Dr. Hans Burström, Lund (Schweden).
14. Stoffwechsel organischer Verbindungen I. (Photosynthese.) Von Professor Dr. André Pirson, Marburg/Lahn.
15. Stoffwechsel organischer Verbindungen II. Von Professor Dr. Karl Paech, Tübingen.

D. Physiologie der Organbildung

16. Vererbung*. Von Professor Dr. Hans Marquardt, Freiburg i. Br.
17. Zytogenetik*. Von Professor Dr. Joseph Straub, Köln-Riehl.
18. Wachstum und Bewegung. Von Professor Dr. Hermann v. Guttenberg, Rostock.
19. Entwicklungsphysiologie. Von Dr. Anton Lang, Montreal (Kanada). Mit 24 Abbildungen.)
20. Viren.* Von Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen.

Sachverzeichnis.

* Der Beitrag folgt im Band XIII.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG. Würzburg.
Printed in Germany